

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOODUSRESSURSSIDE ÕPPETOOL

Maret Hobolainen

PUISTU ELUSPUIDU TAGAVARA SEOSSED
ELURIKKUSEGA PUISTU OMADUSTE JA
KESKKONNAFAKTORITE KAUDU

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Maarja Kõrkjas

TARTU 2020

Infoleht

Tänapäeva metsamajanduse üheks peamiseks eesmärgiks on puidutagavara maksimeerimine raie hetkeks. Selleks kasutatakse erinevaid majanduslikke võtteid, mille tagajärjel suureneb eluspuidu tagavara metsas. Tagavara suurenemine võib toimuda nii läbi olemasolevate puude kui ka puistu tiheduskasvu suurenemise. Käesolevas töös uuriti puidutagavara suurenemise mõju metsa elurikkusele keskkonnafaktorite muutumise kaudu. Tööst järeldub, et puistu puidutagavara suurenedes muutub nii elustiku liigiline koosseis, kui elustikurühmade osakaal metsas. Suurendatud puidutagavaraga puistus väheneb üldine liigirikkus ning ohustatud liikide mitmekesisus metsas. Väheneb rohhtaime ja suureneb seente ja sammalde osakaal puistus. Maapinnal elavate lüljalgsete liigiline koosseis muutub avatud elupaikade liikidest metsale spetsialiseerunud liikideks. Suureneb võrastikus elutsevate lüljalgsete ning lindude liigirikkus ja arvukus.

Märksõnad: puidutagavara, liigirikkus, liigi arvukus, elurikkus, keskkonnafaktorite mõju

Information sheet

One of the main purposes of modern forestry is to maximize tree volume by the time of felling. There are different silvicultural activities which are used to increase the volume of live trees in a forest. Increase of tree volume results from tree growth and stand density growth. In this paper, the impact of the increasing tree volume on forest biodiversity through changes in environmental factors is reviewed. This paper results that increasing tree volume changes the overall species composition and decreases overall species richness and endangered species diversity in the forest through the impact of the environmental factors. It also decreases herbaceous plant proportions and increases bryophyte and fungi proportions in forest. Terrestrial arthropod species richness changes from open habitat species to forest species. Increased forest volume also increases canopy living arthropod and avian species richness and abundance.

Keywords: tree volume, species richness, species abundance, biodiversity, the impact of environmental factors

Sisukord

1. Sissejuhatus	4
2. Puistu eluspuidu tagavara suurendamise metsamajanduslikud võtted	7
2.1. Kuivendamine	7
2.2. Väetamine	8
2.3. Niisutamine	9
2.4. Segapuistute rajamine	10
2.5. Puude geneetilise struktuuri muutmine	11
3. Eluspuidu tagavarast sõltuvad puistu omadused ja nende mõju keskkonnafaktoritele	13
3.1. Võrastiku suurus	13
3.2. Tüve läbimõõt	15
3.3. Juurte maht	15
4. Eluspuidu tagavarast mõjutatud keskkonnafaktorite mõju elustikule	16
4.1. Valgus	16
4.2. Niiskus	21
4.3. Varise hulk	23
4.4. Muud eluspuidu tagavarast sõltuvad keskkonnafaktorid	25
5. Arutelu	27
Kokkuvõte	31
Summary	32
Tänuavaldused	33
Kasutatud kirjandus	34

1. Sissejuhatus

Metsad täidavad olulisi ökoloogilisi funktsioone, filtreerides õhku ja pinnasesaastet, pakkudes elupaiku, säilitades bioloogilist mitmekesisust ning puhverdades kliimamuutust (Brauman & Daily, 2008; FAO, 2018). Metsad on peamiseks elatus-, toidu- ja energiaallikaks rohkem kui miljardile inimesele (Whitehead, 2011; FAO, 2018). Nendest saab toorainet töötlevale tööstusele ja võimalusi teenindussektorile, mis aitavad kaasa sotsiaalmajanduslikule arengule eriti vaesemates maapiirkondades (FAO, 2018). Metsaökosüsteemid oma mitmekesisusega pakuvad inimestele mitmesuguseid keskkonnakaitselisi, sotsiaalseid ja majanduslikke hüvesid, mis tagavad inimeste heaolu. Neid nn ökosüsteemiteenuseid jagatakse neljaks: tugiteenused (nt mullateke, aineringe), reguleerivad (nt kliimat, vee-, õhu-, mullakvaliteeti mõjutavad), kultuurilised (nt matkamine) ja ressursside varustamisega seotud teenused (nt toidu-, vee-, puiduhange; Internet 1; FAO, 2018). Bioloogiline mitmekesisus ei suurenda mitte ainult inimeste materiaalset heaolu, vaid omab märkimisväärset rolli ka sotsiaalsete suhete, tervise, valiku- ja tegevusvabaduse ning turvalisuse loomisel (Duraiappah *et al.*, 2005).

Samuti on metsad üheks olulisimaks süsihappegaasi siduvaks maismaaökosüsteemiks (Whitehead, 2011; FAO, 2018). Metsadesse ladustuvad atmosfäärist eraldatud suured süsinikuvarud, mis säilivad elavas ja surnud biomassis ning mullas (Whitehead, 2011). Kokku on metsaökosüsteemide poolt kaetud umbes 80% maapealsetest ja 40% maa-alustest süsinikuvarudest (Cao *et al.*, 2014). Metsade taastamist ja majandamist atmosfääri süsinikdioksiidi eemaldamise ja säilitamise hõlbustamiseks peetakse oluliseks võimaluseks kasvuhoonegaaside emissiooni korvamiseks ja globaalse soojenemise aeglustamiseks (Whitehead, 2011). Puidu juurdekasvu suurendamine suurendab ka süsihappegaasi sidumist (Hulvey *et al.*, 2013), kuid raied vabastavad seda raietehnika ja puidu kasutamisest oleneval määral. Näiteks metsa rotatsiooniperioodi pikendamisel on oluline mõju süsinikuvarude ladestumisele puudesse ja mulda, varutava puidu hulgale ja kvaliteedile ning metsa bioloogilisele mitmekesisusele (Kaipainen *et al.*, 2004; Ohsawa & Shimokawa, 2011).

Kolm neljandikku maismaa bioloogilisest mitmekesisusest paikneb just metsades (Rametsteriner & Simula, 2003; FAO, 2018). Maailmas on metsi 3,9 miljardit hektarit, mis on 30,6% maismaast (Keenan *et al.*, 2015). Sellegi poolest on metsaga kaetud maa-ala pidevalt vähenemas. Seda põhjustavad peamiselt metsamaade muutmine põllumajandus- ja

loomakasvatuspiirkondadeks, suurte magistraalteede ja veehoidlate rajamine ning rahvastiku kasvust tulenev elanikkonna asustumine kunagistele metsaaladele (Curtis *et al.*, 2018; FAO, 2018).

Rahvastiku suurenemise, metsamaa vähenemise ning samas suurenenud tarbimisnõudluse tõttu on metsade hüvede pikaajaliseks kasutamiseks vajalik, et metsi majandataks jätkusuutlikult (Franklin, 2001; Rametsteriner & Simula, 2003; Nabuurs *et al.*, 2006). See hõlmab bioloogilise mitmekesisuse, produktiivsuse, taastumisvõime ja elujõulisuse säilitamist, et tagada potentsiaal täita nii ökoloogilisi, majanduslikke kui sotsiaalseid funktsioone ka tulevikus, sealjuures täites ka praeguseid vajadusi (Brundtland, 1991; Franklin, 2001; Rametsteriner & Simula, 2003). Oluline on üheaegselt nii metsade seisundiga kui ka ühiskonna arenguga arvestamine.

Idealis võiks jätkusuutlikkuse tagada metsa biomassi kiirem juurdekasv ja suur eluspuidu tagavara raieküpses metsas. Eelnevast tulenevalt saaks raiete pindala väheneda, metsad siduda rohkem süsihappegaasi või puiduressurss asendada saastavamat toorainet (Whitehead, 2011; Rytter *et al.*, 2016). Selleks aga oleks tarvis metsades biomassi ja puistu tagavara sihipäraselt suurendada (Rytter *et al.*, 2016). Biomassi all mõeldakse nii puulehti, -oksi, -tüve, -koort kui ka -juuri (Castedo-Dorado *et al.*, 2012; Cao *et al.*, 2014). Puistu tagavara ehk tüvemahtude summa kirjeldab metsamajanduses puistu kõigi puurinnete tagavarade summat, mis sisaldab endas infot tüve mahust, kuid ei arvesta hulka okste ja juurte mahtu (Internet 3; Blizzard *et al.*, 2013).

Enamik metsade tagavara ökoloogilisi uuringuid piirdub sellega, kuidas seda suurendada ning kuidas selleks kasutatavad meetodid mõjutavad elustikku otseselt (Sohlenius & Wasilewska, 1984; Grevé *et al.*, 2018). Näiteks väetiste kasutamine samaaegselt koos teiste metsamajanduslike võtetega parandab koheselt biomassi tootlikkust muidu majandamisele aeglaselt reageerivates metsades (Kenk & Fischer, 1988; Hedwall *et al.*, 2014). Samas mõjutab väetiste kasutamine läbi mulla toitainetesisalduse tõusu otseselt taimi ja seeni ning seeläbi organisme, kes nendest toituvad (Hedwall *et al.*, 2014; Lindgren & Sullivan, 2018). Kanadas läbiviidud uuringus, kus uurimisala väetati regulaarselt iga kahe aasta tagant leiti, et viie aasta möödudes oli alustaimetiku katvus väetatud aladel kaks korda suurem kui väetamata jäetud aladel. Sellega seoses suurenes uuritud alal herbivooride arv, kellele on rohttaimed toiduks ja varjupaigaks (Lindgren & Sullivan, 2018). Erinevalt üksikute metsamajanduslike võtete

otsesest mõjust elurikkusele pole käesoleva bakalaureusetöö autorile teadaolevalt aga tehtud laiemaid uuringuid maksimeeritud puidutagavara enda võimalikest mõjudest metsade liigirikkusele ja liikide arvukusele.

Käesolevas bakalaureusetöös koondab autor varasemaid teadustulemusi, et vastata küsimusele, kuidas mõjutavad puidutagavara suurenemisest tulenevad elutingimuste muutused erinevaid organisme ja seeläbi puistu üldist elurikkust. Teema selgemaks piiritlemiseks uuritakse töös parasvöötme ja boreaalseid metsi, mis katavad kogu maailma metsadest 44% (Grebner *et al.*, 2013; Gauthier *et al.*, 2015). Autor keskendub kogu eluspuidu, mitte ainult hetkel kõrgelt väärindatava puidu tagavarale, et vältida lähtumist üksnes praegusest puiduturu seisust. Töös ei arvestata surnud puidu mahtu, kuna produktsioonipõhises metsamajanduses ei ole eesmärgiks seda suurendada, samuti ei arvestata töös okste ja juurte mahtu. Üldhüpoteesina eeldatakse, et maksimeeritud puidutagavaraga metsades on liigirikkus väiksem kui loodusmetsades, sest võrastik on tihedam ning valgustingimused on halvemad ja temperatuur alusmetsas on väiksem (Anderson *et al.*, 1969; Grevé *et al.*, 2018).

2. Puistu eluspuidu tagavara suurendamise metsamajanduslikud võtted

2.1. Kuivendamine

Vesi ja toitained on üheks peamiseks faktoriks mõjutamaks taimede produktiivsust ja kasvu (Haferkamp, 1988; Gholz *et al.*, 1990; Coyle & Coleman, 2005). Aladel, kus sademed ületavad aurumise ning naturaalsed kuivendamise protsessid ei ole piisavad, põhjustab liigne vesi mullas hapnikupuudust, mis omakorda aeglustab juurte tegevust ning mõjub negatiivselt taimede kasvule (Gholz *et al.*, 1990; Sarkkola *et al.*, 2004; Skaggs *et al.*, 2016). Liigsest veest vabanemise ja seeläbi puidu kvaliteedi ja produktiooni suurendamise üheks peamiseks meetodiks on kuivendamine, mille käigus rajatakse metsadesse vee äravoolu võimaldavad kraavid (Peltomaa, 2007; Sikström & Hökkä, 2016). Kuigi kuivenduskraavide läheduses on veetase madalam ja elutingimused seetõttu paremad, pole näiteks Kanada niisketes kasvukohatüüpides tehtud uuringu põhjal tingimata vaja tihedamat kui 60 m vahedega kuivenduskraavide võrgustikku lähtudes ameerika lehise (*Larix laricina*) ja musta kuuse (*Picea mariana*) kasvust (Roy *et al.*, 2004; Hillman & Roberts, 2006).

Kuivendatud puistutes, kus toitained on kättesaadavamad, väheneb alustaimestiku- ning suureneb puude biomassi produktioon (Boggie & Miller, 1976; Sikström & Hökkä, 2016). Suureneb puude pikkuskasv, tüvede jämedus ja võrastik ning sellega koos ka lehepindala (Aussenac, 2000). Paranenud mullaõhu tingimustele võivad puud reageerida juba aasta jooksul (Löhmus *et al.*, 2015). Pikemas perspektiivis on muutused märkimisväärsed. Näiteks Kanada madalsoos oli üheksa aastat peale kuivendamist suurenenud 50–60 aastaste ameerika lehiste ja samavanade mustade kuuskede kasv 2–5 korda (Hillman & Roberts, 2006). Poolas hinnati, et kuivendamise efektiivsus sõltub peamiselt sellest, kui vana on mets kuivendamise hetkel (Socha, 2012). Mida noorem on mets, seda efektiivsemalt suurendab kuivendamine puude kasvu, kusjuures kuivendusel ei paista olevat mõju 100 a puude tagavarale, kui seda tehakse üle 50 a vanuses puistus.

2.2. Väetamine

Optimaalse mullaniiskusega metsades on metsamuldade viljakuse tõstmiseks ja seeläbi puistute kasvu parandamiseks ning biomassi ja produktsiooni efektiivseks suurendamise võimaluseks mineraalväetistega väetamine (Rytter *et al.*, 2016; Lindgren & Sullivan, 2018). Väetamine näitab positiivset mõju puude kasvule vähese aja jooksul, aidates puudel üle saada kasvu seiskumise perioodist (Vejre *et al.*, 2001; Rytter *et al.*, 2016). Väetamise efektiivsus on suurem põhjapoolsetes piirkondades (nt Rootsi, Soome), kus on väiksem koguaurumine ning kõrgem mullavee mahutavus ja sademete tase (Trichet *et al.*, 2008; Hedwall *et al.*, 2014). Samuti mõjutab väetamise mõju tugevust puistu vanus. Nooremad puistud reageerivad väetistega kasvuks vajalike mineraalide kättesaadavuse suurendamisele efektiivsemalt (Hedwall *et al.*, 2014). Tänapäeval kasutatakse metsade väetamist kaasneva keskkonnamõju tõttu aina vähem, kuigi väetamisele reageerivaid puistusi on potentsiaalselt palju. Ainuüksi Rootsis peetakse 50% metsaalast väetamiseks sobilikuks (Rytter *et al.*, 2016), millest 2017. aastal väetati aga ainult 25 000 hektari suurust metsaala (9% kogu riigi metsamaast; Internet 4). Erinevalt naaberriikidest on Eestis metsade väetamine keelatud (Internet 2).

Väetades ühtlustatakse lühiajaliselt mullas olevate toitainete sisaldust, lisades kasvu limiteerivaid toitaineid ning vähendades mulla happelisust (Saarsalmi & Mälikönen, 2001; Vejre *et al.*, 2001). Sealjuures on iga mullatüübil kasvavates puistutes limiteerivaks erinevad toitained (Vejre *et al.*, 2001; Hedwall *et al.*, 2014). Kuivendatud turvasmuldadel limiteerivad puude kasvu fosfor ja kaalium, oligotroofsetel soomuldadel ning mineraalmuldadel lämmastik ning kehvemates oludes mineraalmuldadel veel lämmastikule lisaks fosfor ja kaalium. Erinevalt tavapärasest väetamisest võib kompleksväetiste kasutamine oluliselt vähendada noorte puistute rotatsiooniperioodi (Vejre *et al.*, 2001; Rytter *et al.*, 2016). Lämmastik omab suuremat mõju puude kasvule, kui kasutada seda koos kaaliumiga ning mõnedel juhtudel on lämmastiku mõju täielikult sõltuv kaaliumi olemasolust (Vejre *et al.*, 2001). Lõuna-Rootsis võivad rotatsiooniperioodid seetõttu lüheneda 20–30 aastat, Põhja-Rootsis lausa 50–60 aastat ning biomassi produktsioon suurened umbes 100% lõuna- ja 300% põhjapoolsetel aladel (Bergh *et al.*, 2005). Saadud on ka vastupidiseid tulemusi. Taanis väetati hariliku kuuse (*P. abies*) kultuurpuistusi viie aasta jooksul kolme erineva lämmastik-fosfor-kaaliumväetise seguga, kus oli keskmiselt 120 g lämmastikku, 28 g fosforit ja 87 g kaaliumit ning ei leitud

väetise mõju kuuskede tüvemahu ja kasvu suurenemisele (Dralle & Larsen, 1995). See tulenes ilmselt sellest, et ülehinnati lämmastiku limiteerivat mõju puude kasvule, kui limiteerivaks faktoriks oli hoopis kaaliumi või fosfori sisaldus mullas (Ingerslev *et al.*, 2001; Vejre *et al.*, 2001). Samuti mõjutas tulemusi tõenäoliselt asjaolu, et kuused ei kasvanud oma looduslikus keskkonnas, mistõttu võis olla limiteerivaks faktoriks ka puude ökosüsteemiseoste puudumine (Dralle & Larsen, 1995; Hedwall *et al.*, 2014; Rytter *et al.*, 2016).

2.3. Niisutamine

Väetamise mõju suurendamiseks kasutatakse kuivadel aladel ka metsade niisutamist (Bergh *et al.*, 1999; Trichet *et al.*, 2008; Dobberty *et al.*, 2010). Prantsusmaa parasvöötme merimänni (*Pinus pinaster*) metsas tehtud uuringus leiti, et viieaastase väetamise tulemusena suurenes puistu aastane juurdekasv ainult niisutades 4%, niisutamise ja väetamise koosmõjul aga 58%. Keskmise puude biomass suurenes majandamata aladega võrreldes 59 t ha⁻¹ (Trichet *et al.*, 2008). Lõuna-Rootsi hariliku kuuse metsades, kus olenemata võrdlemisi suurest loomulikust aastasest juurdekasvust (12 m³ ha⁻¹) võrreldes põhjapoolsete aladega (juurdekasv 3 m³ ha⁻¹) suurendas niisutamise ja väetamise koosmõju Lõuna-Rootsi metsade juurdekasvu 29 m³ hektarile aastas (Bergh *et al.*, 1999).

Niisutamise mõju oleneb kohalikust kliimast ja mullastikust (Bergh *et al.*, 1999; Trichet *et al.*, 2008). Peamiselt kasutatakse niisutamist subtroopilistel ja troopilistel aladel, kus mullad on viljakad ning ainsaks kasvu limiteerivaks faktoriks on vähene vee kättesaadavus (Kuusela, 1990; Trichet *et al.*, 2008; Iniesta *et al.*, 2009). Lisaks väetamise mõju suurendamisele kasutatakse boreaalsetes ja parasvöötme metsades niisutamist liivastel ja mägistel aladel kasvavates okasmetsades, kus peamiseks limiteerivaks faktoriks on vähene vee kättesaadavus (Trichet *et al.*, 2008; Brunner *et al.*, 2009; Dobberty *et al.*, 2010). Veetingimuste paranedes suureneb puude lehepindala, tüve jämedus ja elujõulisus (Gholz *et al.*, 1990; Dobberty, 2005; Pec *et al.*, 2015). Näiteks Šveitsi hariliku männi (*P. sylvestris*) metsades vaadeldi 5-aastase uuringu käigus niisutamise mõju puude juurdekasvule ning leiti, et niisutamine suurendas okaste pikkust 70%, võrsete pikkust 100% ning aastarõngaste laiust 120% võrra (Dobberty *et al.*, 2010). Sealjuures vähenes puuvõrade suhteline läbipaistvus 14% ning lehepindala suurenes 20%.

2.4. Segapuistute rajamine

Segapuistuteks nimetatakse puistuid, kus igas metsa arenguetapis esineb koos vähemalt kaks puuliiki, mis kasutavad samu ressursse (valgus, vesi, toitained; Bravo-Oviedo *et al.*, 2014). Peamiselt eelistatakse metsakasvatuseks segapuistutes ühte aeglasekasvulist okaspuuliiki ning ühte kiirekasvulist lehtpuuliiki (Pretzsch *et al.*, 2010; Felton *et al.*, 2016; Rytter *et al.*, 2016). Kuigi segametsades on puidu kvaliteeti raske kontrollida ning seetõttu pole varasemalt segametsadele majanduslikult suurt tähelepanu pööratud, on puidutoormest bioenergia tootmisest kasvanud teadlikkus suurendanud huvi ka segapuistute vastu (Barbier *et al.*, 2008; Hulvey *et al.*, 2013; Rytter *et al.*, 2016). Kui teised metsamajanduslikud võtted suurendavad puude juurdekasvu, siis segapuistutes kasutatakse ära erinevaid nišše metsas ning tagatakse suurem biomassi kogutagavara ja puistu tihedus (Pretzsch *et al.*, 2010; Long *et al.*, 2004).

Võrrelduna puhtpuistuga võib varajase ja hilise suksessiooniperioodiga liike ning varjataluvaid ja valguslembeseid liike kombineerides suurendada segapuistute produktiivsust ligi 30% (Gamfeldt *et al.*, 2013). Näiteks Kagu-Saksamaal tehtud uuringus leiti, et harilik kuusk on segapuistutes 21% võrra suurema läbimõõduga ning 64% võrra suurema biomassiga kui puhtpuistus (Pretzsch, 2009). Harilik pöök (*Fagus sylvatica*) ei ole sealsetes segametsades suurem mitte ainult diameetrilt (9%) ja biomassilt (27%), vaid ka pikkuselt (4%) ja võrastiku katvuselt (29%). Kuid on leitud ka vastakaid tulemusi. Kesk-Euroopas tehtud uuringus leiti, et hariliku kuuse ja hariliku pöõgi segapuistu produktiivsus on küll $0,51 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ suurem võrreldes hariliku kuuse puhtpuistutega, kuid puude maht on 3% suurem puhtpuistus ($434 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) võrreldes samades tingimustes kasvavas segametsas ($421 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$; Pretzsch *et al.*, 2010). Harilikule kuusele ebasobivamatel kasvukohtadel tõstis hariliku pöõgi suurem osakaal segapuistus puistu produktiivsust (Pretzsch *et al.*, 2010; Stark *et al.*, 2015). Mida halvemad olid kasvutingimused kuuskede jaoks, seda positiivsem mõju oli harilikul pöõgi varisel puistu mullaviljakuse ning variseringluse ja veemahutavuse suurendamisele mullas.

Erinevate nišside kasutamine metsas muudab puistu heterogeensemaks ning annab võimaluse nii maa-pealseid kui maa-aluseid ressursse maksimaalselt ära kasutada (Pretzsch, 2009; Zapater *et al.*, 2011). Saksamaa parasvöötme segametsades oli okste keskmine arv kuusel 5,9 ja pöõgil 17,2 võrra suurem kui puhtpuistus (Bayer *et al.*, 2013). Suurenes ka okste pikkus ning harude vaheline kaugus ja seetõttu võrastiku maht, mis oli kuusel segapuistus $25,16 \text{ m}^3$ ning pöõgil

20,98 m² suurem kui puhtpuistus. Uute kasvukohtade ja mitmekesise mikrokliima tekkimine vähendab liikide vahelist konkurentsi, mis muudab segapuistud puhtpuistutega võrreldes liigirikkamateks (Jansson & Andrén, 2003; Pretzsch, 2009; Felton & Fritz, 2010; Felton *et al.*, 2016). On leitud, et näiteks alustaimestiku liigirikkus on viie puuliigiga puistus 31% suurem kui puhtpuistus (Gamfeldt *et al.*, 2013), heterogeensema struktuuriga puistus on suurem ka linnuliikide arv (Thinh, 2006). Samuti vähendavad segapuistus kasvavad kiiremakasvulised puud aeglasekasvulisemate puude külmakahjustusi ning suurendavad ellujäävust (Löf *et al.*, 2014). Segapuistutel on ka tugevam vastupidavus tormidele (Dhote, 2005) ja kahjuritele (Felton *et al.*, 2016). Näiteks Rootsis on segametsade soodustamine vähendanud hariliku kuuse kahjuri, juurepessi (*Heterobasidion annosum*), levikut.

2.5. Puude geneetilise struktuuri muutmine

Puistu juurdekasvu parandamise võimaluseks on veel ka puistu koosseisu geneetilise struktuuri muutmine. Üheks võimaluseks on metsaselektioon, mis on olenemata pikast mõjuajast efektiivne ja keskkonnasõbralik moodus suurendamiseks metsaproduktiooni (Pâques *et al.*, 2013; Ruotsalainen, 2014; Rytter *et al.*, 2016). Metsaselektioon toimub kolmes järgus (Ruotsalainen, 2014; Rytter *et al.*, 2016). Esmalt valitakse parimad individid, kes on suurema kasvuga ja elujõulisemad (nt resistentsed patogeenidele, kliimamuutustele hea kohanemisvõimega, vastupidavad erinevates keskkondades) ning seejärel ristatakse neid teiste parema kvaliteediga puudega. Kolmandas järgus kontrollitakse istikute geenikombinatsioonide kvaliteeti. Metsaselektioon sai alguse 20. sajandi alguses Rootsis ning nüüdseks on see muutunud oluliseks osaks metsamajanduses (Ruotsalainen, 2014). Soomes ja Rootsis tegeletakse intensiivselt hariliku kuuse, hariliku männi ja mõnes ulatuses kase (*Betula spp.*) aretamisega (Rytter *et al.*, 2016). Põhiline viis metsade geneetiliselt parandatud materjaliga varustamiseks on puude soetamine seemneadadest (Pâques *et al.*, 2013; Rytter *et al.*, 2016). Rootsis, Soomes ja Norras on 94–99% metsadesse istutatavatest taimedest pärit istandustest (Rytter *et al.*, 2016).

Kliima soojenedes on saanud võimalikuks troopilisemate bioomide liikide sissetoomine põhjapoolsematesse bioomidesse (Loss *et al.*, 2011). Peamisteks eksootilisteks puudeks parasvöötme ja boreaalsetes metsades on sitka kuusk (*P. sitchensis*), harilik ebatsuuga

(*Pseudotsuga menziesii*), hiigelnulg (*Abies grandis*) ja hübriidlehis (*L. ×eurolepis*). Põhjapoolsetel aladel on keermänd (*P. contorta*) ja siberi lehis (*L. sibirica*) juba edukalt asustatud (Rytter *et al.*, 2016). Eksootilistest lehtpuudest on sagedasti kasutusel erinevad paplid (*Populus spp.*), haavad (*P. tremula*, *P. tremuloides*) ja pajud (*Salix spp.*; Rytter *et al.*, 2016). Näiteks Taanis on looduslikeks okaspuuliikideks harilik kadakas (*Juniperus communis*) ja harilik jugapuu (*Taxus baccata*), millel pole nende aeglase kasvu tõttu majanduslikku väärtust. Seetõttu on nüüdseks ligi 50% Taani metsaalast asendatud kiiremakasvuliste eksootiliste liikidega (nt harilik kuusk, sitka kuusk; Christensen & Emborg, 1996; Kjær *et al.*, 2014; Rytter *et al.*, 2016). Kuigi eksootilised puud omavad väga suurt kasvupotentsiaali, ei ole nende roll biomassi tootmisel kuigi suur (Rytter *et al.*, 2016). Näiteks keermänni produktiivsus on 36–50% suurem kui harilikul kuusel, kuid puidu tihedus on 3% võrra väiksem (Rytter *et al.*, 2016).

3. Eluspuidu tagavarast sõltuvad puistu omadused ja nende mõju keskkonnafaktoritele

3.1. Võrastiku suurus

Eluspuidu tagavara suurenemine toob endaga kaasa muutused puistu omadustes, millel omakorda on mõju erinevatele keskkonnafaktoritele (Anderson *et al.*, 1969; Jennings *et al.*, 1999; Aussenac, 2000). Üheks peamiseks metsa elupaiku kujundavaks teguriks, mis on otseselt seotud eluspuidu tagavara suurenemisega, on muutused puude võrastikus (Jennings *et al.*, 1999; Seibold *et al.*, 2016; Thorn *et al.*, 2016). On leitud, et puu basaalpindalal on võrastikuga suhteliselt tugev positiivne seos ($r = 0,62$; Hedenås & Ericson, 2000). Lisaks on võrastiku suurenemisel omakorda märkimisväärselt positiivne seos lehepindalaga ($r = 0,82$; Hedenås & Ericson, 2000). Võrastiku suurenemine muudab metsa ka struktuuriliselt mitmekesisemaks (Sharpe, 1996), kusjuures segametsades on võrastiku struktuur mitmekesisem kui puhtpuistutes (Bayer *et al.*, 2013; Pretzsch *et al.*, 2015).

Suurenenud võrastik ja lehepindala mõjutavad valguse ja sademete jõudmist maapinnale ning määravad läbi selle võrastiku all oleva temperatuuri ja õhu- ning mullaniiskuse (Anderson *et al.*, 1969; Aussenac, 2000; Kovács *et al.*, 2017). Alustaimestikuni jõudva valguse hulga ja kvaliteedile mõjuvad võrastiku ja produktiivsuse kasv negatiivselt (Jennings *et al.*, 1999; Martens *et al.*, 2000; Reich *et al.*, 2012; Kovács *et al.*, 2017). Täiesti suletud võrastikuga puistus on suhtelise valguse hulk alusmetsas keskmiselt alla 6%, kusjuures see on suurem lehtmetsades kui okasmetsades (Kovács *et al.*, 2017). Ka valguse kvaliteet on suletud võrastikuga puistutes kehvema kvaliteediga, olles väiksema fotosünteesilise aktiivsusega sinises, oranžis ja punases vahemikus (Aussenac, 2000).

Tihedam lehestiku kate ning hästi arenenud võrastiku struktuur ja põõsarinne suurendavad varjulisust ning aitavad aeglustada aurumist, mille tulemuseks on ühtlasem temperatuur ja suurem niiskus võrastiku all (Anderson *et al.*, 1969; Unterseher & Tal, 2006; Powell & Bork, 2007; von Arx *et al.*, 2012; Kovács *et al.*, 2017). Näiteks Kanada boreaalses segametsas tehtud uuringus leiti, et ilma võrastikuta aladel langes õhutemperatuur maikuus alla 0 °C, samal ajal võrastikuga aladel oli õhutemperatuur kõrgem (+2,5 °C; Powell & Bork, 2007). Temperatuuri

ja suhtelise õhuniiskuse vahel on tugev negatiivne seos ($r = -0,74$; Barbier *et al.*, 2008), seega temperatuuri vähnedes võratiku katvusega, õhuniiskus suureneb (Kovács *et al.*, 2017).

Samuti mõjutab võrastiku tihedus alustaimestikku ja pinnasekihti jõudvate sademete hulka (Crockford & Richardson, 2000; Barbier *et al.*, 2008). Maapinnale jõutavate sademete hulk on lineaarses seoses võratiku avatusega (Anderson *et al.*, 1969). Väikese (12%) võrastiku avatuse juures jõudis maapinnale alla poole (38%) sademetest, võrastiku avatuse suurenedes suurenes ka maapinnale jõudnud sademete hulk üle kahe korra (36% avatuse juures jõudis maapinnale 80% sademetest). Pikemas perspektiivis suureneb mullaniiskus metsas aga võrastiku katvuse suurenedes (Brosofske *et al.*, 2001; Härdtle *et al.*, 2003). Ameerika Ühendriikide parasvöötme segametsas suurenes orgaanilise kihi niiskuste võrastiku avatuse vähenedes 50% (Brofske *et al.*, 2001). Peaaegu täiesti suletud (90%) võrastikuga aladel oli mullaniiskus 14%, poole väiksema võrastiku katvusega (45%) aladel aga vaid 5,6%.

Puistu tagavara suurenedes suureneb lehepindala ning sellega koos ka varise hulk maapinnal (Facelli & Pickett, 1991). Varise kihi olemasolu mõjutab mulla toitainete, süsiniku, vee ning energia liikumist mulla ja mullaorganismide vahel (Nagler *et al.*, 2000). Oma tugeva vee säilitamise võime tõttu on varis pikaajaline veevaru allikas (Li *et al.*, 2013; Kovács *et al.*, 2017). Varisega kaetud aladel on suurem üldine mullaniiskus ning väiksem mullaniiskuse kõikumine kuivade ja märgade perioodide vahel. Varise maksimaalne veemahutavus on lineaarses positiivses seoses varise massiga ($r = 0,59$) olenemata varise tüübist (Li *et al.*, 2013). Näiteks on leitud, et täiesti päikesele ja tuulele avatud variseta aladel on mullaniiskuse kadu esimesel 74% ja teisel päeval 64% suuremad kui aladel, kus maapinda kattis varis (Facelli & Pickett, 1991). Varise kihi paksus on suurem lehtmetsades. Kesk-Kanadas tehtud uuringus leiti, et segametsades, kus domineerivaks liigiks on lehtpuud on varise kihi paksus 3,21 cm, okaspuude poolt domineeritavates segametsades aga vaid 0,87 cm (Macdonald & Fenniak, 2007). Tänu heale veemahutavusele aitab varise kate ühtlustada mullatemperatuuri, lükata edasi pinnase külmumist ning kaitsta mulda läbikülmumise eest (MacKinney, 1929; Facelli & Pickett, 1991). Ameerika Ühendriikide männimetsas, kus varise kate oli 5 cm paksune leiti, et varise kate vähendas maksimaalset mullatemperatuuri muutust sügisel 50% ning kevadel 85%. Minimaalset mullatemperatuuri vähendas varise kate nii kevadel kui sügisel ühtlaselt 75% (MacKinney, 1929). Peamiseks varise ja mullakvaliteeti mõjutavaks teguriks on puistu liigiline

koosseis. Kõige tugevam mõju on puudel pindmistes kihtides 1 – 10 cm sügavusel (Augusto *et al.*, 2003).

3.2. Tüve läbimõõt

Puu rinnasdiameetril ja puu vanusel on märkimisväärne seos puukoore paksusega (Laasasenaho *et al.*, 2005; Sonmez *et al.*, 2007; Stängle *et al.*, 2017). Näiteks Suurbritannias leiti, et seos hariliku kuuse rinnakõrgusel oleva koore ja puu rinnasdiameetri vahel on tugevalt positiivne ($r = 0,76$), samuti esines koorepaksuse seos puu pikkusega ($r = 0,61$) ning puu vanusega ($r = 0,61$) (Laasasenaho *et al.*, 2005). Paremate kasvutingimustega puistutes, kus puude kasv on kiirem, on väiksem puukoore paksus, puude kasvu kiirendamine läbi erinevate metsamajanduslike võtete kasutamise viib õhema puukoore tekkimiseni (Stängle *et al.*, 2017).

Lisaks tüvede läbimõõdule mängib metsakooslustes olulist rolli ka puistu tihedus. Näiteks põhjaveetasel metsas mõjutab puistu tihedus (Sarkkola *et al.*, 2010). Soome boreaalsetes segametsades tehtud uuringus leiti, et metsa tiheduse $0 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ juures on põhjaveetase 20 cm, metsa tiheduse kasvades $200 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ juurde tõusis põhjaveetase 45 cm-i ning seejärel ühtlustus (Sarkkola *et al.*, 2010).

3.3. Juurte maht

Tihedam ja sügavamale ulatuv juurestik loob suurema potentsiaali vee ja toitainete ressursside kasutamisele ja ka maapealsete organismide ressursside suurendamisele (Pretzsch *et al.*, 2015). Sügavale ulatuvate juurtega puud toovad põua ajal juurte hüdraulilist juhitavust kasutades vett alumistest mullakihtidest ülemistesse mullakihtidesse ning vähendavad seeläbi põua mõju rohttaimedele (Caldwell *et al.*, 1998; Zapater *et al.*, 2011). Euroopa parasvöötme metsades läbi viidud uuringus leiti, et juba mõned tunnid pärast sügavamate mullakihtide (65 cm sügavusel) rikastamist isotoobiga O^{18} , leiti isotoope ka mulla pindmistest kihtidest (5–25 cm) kuid mitte keskmistest (25–65 cm) mullakihtidest (Zapater *et al.*, 2011).

4. Eluspuidu tagavarast mõjutatud keskkonnafaktorite mõju elustikule

4.1. Valgus

Taimede kasvu üheks peamiseks limiteerivaks faktoriks on valgus (Shirley, 1945; Oberle *et al.*, 2009). Sellest olenemata ei paista valgusel olevat tugevat mõju alustaimestiku liigirikkusele (Tabel 1). Näiteks Põhja-Ameerika parasvöötme segametsas on võrastiku katvuse ja alustaimestiku liigirikkuse vaheline seos nõrgalt positiivne ($r_s = 0,28$), kus kõige suurem alustaimestiku liigirikkus on 375–400 m² võrastiku katvuse optimumil (Oberle *et al.*, 2009). Erandlikud paistavad olevat Põhja-Saksamaa happelised pöögimetsad, kus korrelatsioon alustaimestiku liigirikkuse ja võrastiku katvuse vahel on üsna tugevalt negatiivne (Tabel 1: Härdtle *et al.*, 2003). Põhjuseks võib olla asjaolu, et paljud happelistel muldadel kasvavad taimed (nt *Veronica officinalis*, *Hieracium lachenalii*) on valgusnõudlikud (Härdtle *et al.*, 2003; Tinya *et al.*, 2009).

Alustaimestiku biomassi kasv, erinevalt liigirikkusest, tundub olevat tugevamini mõjutatud võrastiku katvusest (Tabel 1). Enamjaolt seostub võrastiku katvus lisaks alustaimestiku liigirikkusele ka biomassiga negatiivselt. Erandiks on vaid Ameerika Ühendriikides mägistel happelistel muldadel kasvavad niisked parasvöötmemetsad, kus alustaimestiku valguse kättesaadavust vähendav puude basaalpindala kasv (Hedenås & Ericson, 2000; Rautiainen *et al.*, 2007; Wei *et al.*, 2020) seostub positiivselt alustaimestiku biomassiga (Tabel 1: Gilliam & Turrill, 1993). Tõenäoliselt seletab seda toitainete limiteeriv faktor noortes metsades, kus aga valguse kättesaadavus on suhteliselt ühtlane ega oma suurt rolli. Hiljem, kui võrastiku katvus suureneb, muutub sealgi limiteerivaks faktoriks valgus, mille tagajärel võib võrastik alustaimestiku biomassiga negatiivselt seostuma hakata (Gilliam & Turrill, 1993).

Olenemata sellest, et metsas kasvavaid samblaid peetakse nende igihalja keha tõttu valgusest mittedõltuvateks ja pigem varjutaluvateks liikideks, on maapinnal kasvavate sammalde biomass siiski positiivses seoses valgustingimuste paranemisega (Tabel 1: Tinya & Ódor, 2016). Erinevalt maapinnal kasvavatele sammaldele on parasvöötme lehtmetsades eluspuidul kasvavate sammalde liigirikkus ja biomass positiivses seoses valgust vähendava puistu rinnasdiameetri suurenemisega (McGee & Kimmerer, 2002; Strazdiņa, 2010). Ka Tinya *et al.*

(2009) on leidnud, et suurem osa valgusega nõrgas või negatiivses seoses olevatest sammaldeist on puidul kasvavad brüofüüdid (Tabel 1: Tinya *et al.*, 2009), kui samal ajal maapinnal kasvavad samblad (nt *Polytrichastrum formosum*, *Pleurozium schreberi*) on valgusega tugevas positiivses seoses (Tabel 1: Tinya *et al.*, 2009; Tinya & Ódor, 2016). Selle põhjuseks peetakse seda, et puudel kasvavatele sammaldele on limiteerivateks faktoriteks sobiva substraadi ja õhuniiskuse olemasolu, mistõttu eelistavad nad ka suletud võrastikuga puistuid (Barkman, 1958; Gustafsson & Eriksson, 1995; Startsev *et al.*, 2008).

Samblikke peetakse valgustundlikumateks kui sambলাid (Király *et al.*, 2013). Seda kinnitab näiteks see, et mida avatumad on võrastikud, seda suurem paistab olevat samblike liigirikkus (Tabel 1: Humphrey *et al.*, 2002; Király *et al.*, 2013). Kusjuures ohustatud liikide arvule ei paista võrastiku avatus tähelepanuväärset mõju avaldavat (Tabel 1: Moning *et al.*, 2009). Samblike biomass seostub positiivselt aga puistu heterogeensuse ja rinnasdiameetriga (Tabel 1: Gauslaa *et al.*, 2008). Tõenäoliselt on ka siin sarnaselt sammaldega põhjuseks substraatide mitmekesisuse kasv (Barkman, 1958; Gustafsson & Eriksson, 1995).

Valgusega on tihedalt seotud ka puistus olev temperatuur. Paljude lüljalgsete kasvu- ja arenemiskiirus suureneb temperatuuri tõusmisega peaaegu lineaarselt, mistõttu aitavad kõrgemad temperatuurid kaasa kiiremale koloonia kasvule (Gilbert & Raworth, 1996; Schowalter, 2016; Grevé *et al.*, 2018). Sellest hoolimata eelistavad mitmed lüljalgsed siiski suletud võrastikuga elupaiku (Gunnarsson, 1990; Humphrey *et al.*, 1999; Taboada *et al.*, 2010; Chen & Robinson, 2014). Põhjused selleks on erinevad. Näiteks sipelglaste (*Formicidae*) puhul saab määravaks koloonia suurus (Chen & Robinson, 2014). Väiksemad kolooniad sõltuvad täielikult otsesest päikesevalgusest ja selle poolt tekitatud soojusest, suuremad kolooniad aga suudavad toota piisavalt endogeenset soojusenergiat, mis muudab nad päikesest sõltumatuks (Rosengren *et al.*, 1987; Chen & Robinson, 2014). Véle *et al.* (2016) leidsid, et sipelgate liigirikkus on kõige suurem raiesmikel, kus võrastiku katvus enamasti puudub, kuid metsas olevates häiludes ja küpses metsas on liigirikkus sisuliselt ühesugune. Lisaks sipelglastele on ka Hispaania parasvöötme tammemetsa (*Q. pyrenaica*) ja hariliku männimetsa mullas elutsevate jooksiklaste (*Carabidae*) liigirikkus suurem suletud võrastikega aladel (Taboada *et al.*, 2010). Seda seetõttu, et mullas elutsevatele selgrootutele on olulisem mullaniiskus, mis suureneb võrstiku sulgudes (Villani *et al.*, 1999). Samuti on suurema võrastikuga positiivses

seoses Suurbritannia männimetsades elavad sirelased (*Syrphidae*), kes nagu mitmed teised puude võrastikus elutsevad lülijalgsed (nt *Collembola*, *Acarina*) eelistavad heterogeensemata võrastikuga ning stabiilsema mikrokliimaga elupaiku (Ozanne, 1996; Humphrey *et al.*, 1999). Kusjuures männimetsad on kuusemetsadele eelistatud just suurema võrastiku ja valguse heterogeensuse tõttu (Humphrey *et al.*, 1999). Lõuna-Rootsi parasvöötme männimetsa võrastikus elavatele ämblikulistele (*Areneae*) pakub suurem okaste tihedus okstel varju röövlindude eest ning seetõttu on ämblikuliste biomass suurem tihedama võrastikuga metsades (Gunnarsson, 1990).

Tabel 1. Valguse kättesaadavuse ja seda mõjutavate puistu parameetrite seosed erinevate elustikurühmade liigirikkuse ja arvukusega. Valguse erinevad liigid on keskkonnafaktorid, mis on tabelis tähistatud „KeF“. Pearsoni korrelatsioonikordaja (r) mõõdab lineaarse seose tugevust (väärtused vahemikus -1 ja +1) kahe tunnuse vahel. Spearmani astakorrelatsioonikordaja (r_s) mõõdab monotoonselt kasvava või kahaneva seose tugevust (väärtused vahemikus -1 ja +1) kahe järjestustunnuse vahel, kasutades tunnuse toorväärtuse asemel astakuid. Kõikide tabelis toodud seoste statistiline olulisus (p) jääb $<0,05$.

Kooslus	Riik	KeF või puistu parameeter	KeF-i või puistu parameetri uuritud vahemik	Elustikurühm	Seos elustiku liigirikkusega	Seos elustiku biomassiga	Viide
Parasvöötme lehtmets	Põhja-Ameerika	Basaalpindala	Keskmine 24 m ² /ha	Soontaimed	–	$r = 0,55$	Gilliam & Turrill, 1993
Parasvöötme sanglepa (<i>Alnus glutinosa</i>) ja hariliku saare (<i>Fraxinus excelsior</i>) segamets	Põhja-Saksamaa	Võrastiku katvus	50–95%	Alustaimestik (samblad, samblikud, soontaimed)	$r_s = 0,17$	–	Härdtle <i>et al.</i> , 2003
Parasvöötme hariliku pöögi (<i>Fagus sylvatica</i>) mets	Põhja-Saksamaa	Võrastiku katvus	70–98%	Alustaimestik (samblad, samblikud, soontaimed)	$r_s = 0,13$	–	Härdtle <i>et al.</i> , 2003
Parasvöötme hariliku pöögi mets ning pöögi ja tamme (<i>Quercus spp.</i>) segamets (happelistel muldadel)	Põhja-Saksamaa	Võrastiku katvus	60–90%	Alustaimestik (samblad, samblikud, soontaimed)	$r_s = -0,55$	–	Härdtle <i>et al.</i> , 2003
Parasvöötme segamets	Põhja-Ameerika	Võrastiku katvus	0–900 m ²	Alustaimestik (rohttaimed, põõsad)	$r_s = 0,28$	–	Oberle <i>et al.</i> , 2009
Parasvöötme segamets	Ungari	Suhteline hajusvalgus	263–1319 puud/ha	Rohttaimed	$r_s = 0,34$	$r_s = 0,25$	Tinya <i>et al.</i> , 2009
				Maapinnal kasvavad samblad	$r_s = 0,18$	$r_s = 0,55$	
				Puudel kasvavad samblad	$r_s = 0,28$	$r_s = 0,41$	
				Puude seemnikud	$r_s = 0,40$	$r_s = 0,37$	

Parasvöötme segamets	Ungari	Suhteline hajusvalgus	0–22%	Soontaimed	–	$r = 0,46$	Tinya & Ódor, 2016
Parasvöötme valge männi (<i>Pinus strobus</i>) mets	Põhja-Ameerika	Võrastiku avatus	5–70%	Alustaimestik cm^2/m^2	–	$r = 0,75$	Anderson <i>et al.</i> , 1969
Parasvöötme lehtmets	Saksamaa	Võrastiku katvus	69–96%	Rohttaimed	$r_s = -0,12$	$r_s = -0,03$	Vockenhuber <i>et al.</i> , 2011
Parasvöötme pürenee tamme (<i>Q. pyrenaica</i>) mets	Hispaania	Võrastiku diameeter	Keskmine 4,63 m	Alustaimestik	$r = 0,15$	–	Taboada <i>et al.</i> , 2010
Parasvöötme hariliku männi (<i>P. sylvestris</i>) mets	Hispaania	Võrastiku diameeter	Keskmine 4,0 m	Alustaimestik	$r = 0,06$	–	Taboada <i>et al.</i> , 2010
Boreaalne segamets	Kanada	Basaalpindala	23,1–41,3 m^2/ha	Rohttaimed	$r = 0,06$	–	Lenière & Houle, 2006
Parasvöötme segamets	Suurbritannia	Lehepindala indeks	1–10	Samblad Samblikud	$r = 0,05$ $r = -0,39$	–	Humphrey <i>et al.</i> , 2002
Parasvöötme segamets	Ungari	Suhteline hajusvalgus	0–22%	Maapinnal kasvavad samblad	–	$r = 0,52$	Tinya & Ódor, 2016
Parasvöötme segamets	Saksamaa	Rinnasdiameeter	0–130 cm	Samblikud Ohustatud samblikuliigid	$r = 0,02$ $r = -0,05$	–	Moning <i>et al.</i> , 2009
Parasvöötme segamets	Ungari	Suhteline koguvalgus	5–40%	Samblad Samblikud	$r = 0,14$ $r = 0,53$	–	Király <i>et al.</i> , 2013
Boreaalne hariliku kuuse mets	Norra	Rinnasdiameeter	10–41 cm	Lehtjad samblikud <5 m kõrgusel Põõsassamblikud <5 m kõrgusel Lehtjad samblikud 5 – 6 m kõrgusel Põõsassamblikud 5 – 6 m kõrgusel	–	$r = 0,51$ $r = 0,48$ $r = 0,53$ $r = 0,38$	Gauslaa <i>et al.</i> , 2008

4.2. Niiskus

Mullaniiskus on otsustav keskkonnafaktor mõjutamaks metsade alustaimestiku liigilist koosseisu (Graae & Heskjær, 1997; Härdtle *et al.*, 2003; Pec *et al.*, 2015). Mullaniiskus on enamasti positiivses seoses alustaimestiku liigirikkuse ja biomassiga (Tabel 2). Vaid üksikutel juhtudel seos nende vahel puudub või on nõrgalt negatiivne (Tabel 2: Lee & La Roi, 1979; Vockenhuber *et al.*, 2011). Selle põhjuseks on tõenäoliselt kõrge mullaniiskuse tase metsades, kus on suur võrastiku katvus ja väike aurumine ning niiskuse limiteeriv mõju alustaimestikule seega välistatud (Lee & La Roi, 1979; Wei *et al.*, 2020). Näiteks Saksamaa parasvöötme lehtmetsas, kus keskmine võrastiku katvus on 69,1% ning mulla veesisaldus 17,88% puudub seos mullaniiskuse ja alustaimestiku liigirikkuse ning biomassi vahel (Tabel 2: Vockenhuber *et al.*, 2011). Metsades, mis kasvavad õhukestel kuivadel muldadel ning kus alustaimestiku veekättesaadavus mullakihtidest on aga väike, muutub veevarude täitumisel oluliseks sademete jõudmine maapinnale (Tabel 2: Anderson *et al.*, 1969).

Samblad, erinevalt teistest soontaimedest, ja samblikud ei suuda talletada oma kehas vett, mistõttu nad sõltuvad täielikult mikrokliimast (Barkman, 1958; Hosokawa *et al.*, 1964; Botting & Fredeen, 2006). Seetõttu eelistavad nad pigem suletud võrastikuga puistuid, kus aurumine on väiksem (Tabel 2: Lee & La Roi, 1979; Humphrey *et al.*, 2002; Király *et al.*, 2013). Suurbritannia parasvöötme segametsas erinevad sammalde ja samblike seosed niiskusega märkimisväärselt ilmselt varieeruva veemahutavusega substraatide tõttu (Tabel 2: Humphrey *et al.*, 2002). Nende uuritud samblad kasvasid kändudel ja palkidel, mille veemahutavus on suurem ning niiskuse limiteeriv mõju väiksem, ning samblikud kuivadel puutüügastel, kus niiskuse limiteeriv mõju on suur.

Tabel 2. Öhu- ja mullaniiskus ning neid mõjutavate puistu parameetrite seosed erinevate elustikurühmade liigirikkuse ja arvukusega. Niiskustaseme erinevad liigid on keskkonnafaktorid, mis on tabelis tähistatud „KeF“. Pearsoni korrelatsioonikordaja (r) mõõdab lineaarse seose tugevust (väärtused vahemikus -1 ja +1) kahe tunnuse vahel. Spearmani astakkorrelatsioonikordaja (r_s) mõõdab monotoonselt kasvava või kahaneva seose tugevust (väärtused vahemikus -1 ja +1) kahe järjestustunnuse vahel, kasutades tunnuse toorväärtuse asemel astakuid. Kõikide tabelis toodud seoste statistiline olulisus (p) jääb <0,05.

Kooslus	Riik	KeF või puistu parameeter	KeF-i või puistu parameetri uuritud vahemik	Elustikurühm	Seos elustiku liigirikkusega	Seos elustiku biomass	Viide
Parasvöötme sanglepa ja hariliku saare segamets	Põhja-Saksamaa	Niiskus (Ellenbergi indikaatorväärtus)	5,5–7,5	Alustaimestik	$r_s = 0,67$	–	Härdtle <i>et al.</i> , 2003
Parasvöötme hariliku pöogi mets	Põhja-Saksamaa	Niiskus (Ellenbergi indikaatorväärtus)	4,8–5,8	Alustaimestik	$r_s = 0,63$	–	Härdtle <i>et al.</i> , 2003
Parasvöötme hariliku pöogi mets ning pöogi ja tamme segamets (happelistel muldadel)	Põhja-Saksamaa	Niiskus (Ellenbergi indikaatorväärtus)	4,9–6,5	Alustaimestik	$r_s = 0,67$		Härdtle <i>et al.</i> , 2003
Parasvöötme valge männi mets	Põhja-Ameerika	Alustaimestikuni jõudvate sademete hulk	0–88%	Alustaimestik	–	$r = 0,84$	Anderson <i>et al.</i> , 1969
Parasvöötme lehtmets	Saksamaa	Mullaniiskus	18–55%	Rohttaimed	$r_s = -0,02$	$r_s = 0,002$	Vockenhuber <i>et al.</i> , 2011
Boreaalne segamets	Kanada	Mullaniiskus	18–37%	Rohttaimed	$r = 0,38$	–	Lenière & Houle, 2006
Parasvöötme segamets	Kanada	Mullaniiskus	–	Soontaimed Samblad	$r_s = -0,11$ $r_s = 0,14$	–	Lee & La Roi, 1979
Parasvöötme segamets	Suurbritannia	Mullaniiskuse defitsiit	24–225 mm	Samblad Samblikud	$r = -0,06$ $r = -0,33$	–	Humphrey <i>et al.</i> , 2002
Parasvöötme segamets	Ungari	Õhuniiskus	–	Samblad	$r = 0,42$	–	Király <i>et al.</i> , 2013

4.3. Varise hulk

Seos varise paksuse ja alustaimestiku rohttaimede liigirikkuse ning biomassi vahel on negatiivne (Tabel 3). Xiong & Nilsson (2001) leidsid, et väiksema kui 200 g m^{-2} varise hulga juures seostus varise hulk rohttaimedega positiivselt, varise paksenedes muutus seos aga negatiivseks. Õhuke varise kiht pakub taimeseemnetele füüsilist kaitset lindude ja loomade toiduks saamise eest (Xiong & Nilsson, 2001). Paks varise kiht takistab aga seemnete jõudmist mulda, samuti takistab varis valguse jõudmist seemneteni ning pärsib seeläbi seemnete idanemisvõimet (Vockenhuber *et al.*, 2011). Varise suur veemahutavus võib salvestada vett, kust see aurustub otse atmosfääri ilma vahepeal taimedele kättesaadavaks muutumiseta (Facelli & Pickett, 1991).

Kuigi arvatakse, et varise paksenedes ja seeläbi ka mikroelupaikade heterogeensuse suurenedes lüljalgsete biomass maapinnal suureneb (Facelli J. M., 1994), ei leitud sellist seost Ungari parasvöötme segametsade mardikaliste (*Cleoptera*) puhul (Tabel 3: Molnár *et al.*, 2001). Seda tõenäoliselt seetõttu, et paksu varisega aladel saavad hakkama vaid metsaelulised mardikaliigid (Guillemain *et al.*, 1997). Samuti tundub varise kattel olevat negatiivne mõju sipelgatele. Seifert (2017) leidis, et varise katte puudumisel oli sipelgaliike keskmiselt 7,5 ning juba 1 cm paksuse varise kihi juures oli keskmiselt vaid 4 liiki. Arvatavasti takistab varise kate metsapinnal mullatemperatuuri tõusu, mistõttu sipelgate areng aeglustub (Facelli & Pickett, 1991). Ameerika Ühendriikide parasvöötme segametsades elavate ämblikuliste liigirikkus ja biomass on aga varise paksusega tugevas positiivses seoses (Tabel 3: Uetz, 1975). Seda ilmselt seetõttu, et lehevaris pakub ämblikulistele elupaiku, toitu ning kaitset röövlomade eest (Uetz, 1975).

Seentel on lehevarise paksusega nõrk või positiivne seos (Tabel 3). Varasemalt on arvatud, et varise paksus mõjutab seeni läbi mikrokliima muutmise (Ferris *et al.*, 2000). Hilisemad uuringud aga näitavad, et mikrokliimast olulisem on hoopis sobilike peremeesorganismide ja substraatide olemasolu, mistõttu on seente arvukus ja varisekihi paksus metsas positiivses seoses (Heilmann-Clausen *et al.*, 2005; Krah *et al.*, 2018).

Tabel 3. Varise paksuse ning seda mõjutavate puistu parameetrite seosed erinevate elustikurühmade liigirikkuse ja arvukusega. Pearsoni korrelatsioonikordaja (r) mõõdab lineaarse seose tugevust (väärtused vahemikus -1 ja +1) kahe tunnuse vahel. Spearmani astakorrelatsioonikordaja (r_s) mõõdab monotoonselt kasvava või kahaneva seose tugevust (väärtused vahemikus -1 ja +1) kahe järjestustunnuse vahel, kasutades tunnuse toorväärtuse asemel astakuid. Kõikide tabelis toodud seoste statistiline olulisus (p) jääb $<0,05$.

Kooslus	Riik	Puistu parameeter	KeF-i või puistu parameetri uuritud vahemik	Elustikurühm	Seos elustiku liigirikkusega	Seos elustiku arvukusega	Viide
Parasvöötme lehtmets	Saksamaa	Varise paksus	1,6–2,3 cm	Rohttaimed	$r = -0,71$	$r = -0,75$	Mölder <i>et al.</i> , 2008
Parasvöötme segamets	Prantsusmaa	Varise paksus	–	Rohttaimed	$r = -0,44$	$r = -0,40$	Augusto <i>et al.</i> , 2003
Parasvöötme segamets	Ungari	Varise katvus	0–100%	Mardikalised (<i>Cleoptera</i>)	$r_s = -0,46$	–	Molnár <i>et al.</i> , 2001
Parasvöötme segamets	Põhja- Ameerika	Varise paksus	0–5 cm	Ämblikulised (<i>Araneae</i>)	$r = 0,76$	$r = 0,89$	Uetz, 1975
Parasvöötme hariliku männi mets	Suurbritannia	Varisek paksus	0–5 cm	Puudel kasvavad makroseedid	$r = 0,59$	–	Humphrey <i>et al.</i> , 2000
Parasvöötme tamme (<i>Q. spp</i>) mets	Suurbritannia	Varise paksus	0–5 cm	Puudel kasvavad makroseedid	$r = -0,19$	–	Humphrey <i>et al.</i> , 2000
Parasvöötme sitka kuuse (<i>P. sitchensis</i>) mets	Suurbritannia	Varise paksus	0–5 cm	Puudel kasvavad makroseedid	$r = 0,03$	–	Humphrey <i>et al.</i> , 2000
Parasvöötme okasmets	Suurbritannia	Varise paksus	0–10 cm	Surnudpuidul kasvavad seemed	$r = 0,62$	–	Ferris <i>et al.</i> , 2000
				Mükoriisaseened	$r = 0,60$		

4.4. Muud eluspuidu tagavarast sõltuvad keskkonnafaktorid

Puistu struktuur on samuti üks puistu liigirikkust mõjutav faktor (Kirk & Hobson, 2001; Stephenson, 2003; Brad *et al.*, 2009; Fortier *et al.*, 2011). Kuigi varasemalt on arvatud, et tähtsaimaks lindude mitmekesisuse ja arvukuse mõjutajaks on metsa vanus (Fuller, 1995), leidis Nikolov (2009) Edela-Bulgaaria parasvöötme okasmetsades, et vanusest olulisemat mõju omab eriti just isendite arvukusele hoopis metsa struktuur. Samal ajal, kui keskmine liikide arv erivanuselistes metsades oli võrdlemisi sarnane, siis lindude arvukus tõusis metsa vananedes. Nooremates, 60–100 aastastes, metsades oli keskmine liikide arv 14,46 ning üle 120 aastastes metsades 14,25. Lindude arvukus oli aga suurem vanemates metsades (2,92 lindu hektari kohta) võrreldes noorematega (2,49 lindu hektari kohta). Väga tõenäoliselt on see põhjustatud sellest, et vanemad metsad on mitmekesisema võrastikuga (Bazzaz, 1975; Nikolov, 2009). Nikolov (2009) leidis ka, et maapinnal pesitsevate lindude arvukus oli positiivses seoses puude rinnasdiameetri suurenemisega ja võrastikus toituvate lindude arvukus oli otseselt positiivselt seotud võrastiku heterogeensusega. Lisaks on leitud, et linnuliikide arv on positiivses seoses lehtpuude arvuga metsas (Uliczka & Angelstam, 2000), mida soodustab segapuistute loomine. Näiteks leidsid Uliczka & Angelstam (2000) Kesk-Rootsis, et lindude arvukus oli võrreldes vanade okaspuumetsadega (keskmiselt 1,9 liiki) ja majandatud okaspuumetsadega (keskmiselt 2,2 liiki) suurem leht-okaspuu segametsades (keskmiselt 3,4 liiki).

Ka teised liigirühmad paistavad segapuistutest kasu saavat. Näiteks sammaldele, samblikele ja muudele seentele on oluline puistu puuliigiline mitmekesisus (Humphrey *et al.*, 2000; Moning *et al.*, 2009; Király *et al.*, 2013). Seda just erinevate substraatide ja peremeespuude vajaduse tõttu (Ferris *et al.*, 2000; Heilmann-Clausen *et al.*, 2005; Tinya *et al.*, 2009; Krah *et al.*, 2018). Humphrey *et al.* (2000) leidsid, et makroseened on tugevas positiivses seoses ($r = 0,73$) puistu liigirikkusega. Samuti on sammalde ja samblike arvukuse määramise oluliseks teguriks mitmekesisete elupaikade olemasolu, mis suureneb segametsades puuliikide morfoloogiliste jm erisuste tõttu (Winter & Möller, 2008; Michel *et al.*, 2011). Näiteks lehtpuude koor muutub juba noortel puudel krobelseks ja süvendiliseks, pakkudes varieeruvaid mikrokliimaatilisi tingimusi, erinevalt näiteks mändide koorest, mis koosneb kergesti lendlevatest lehekestest ning on sile ja väga kuiv (Sillett *et al.*, 2000; Ranius *et al.*, 2008; Király & Ódor, 2010). Rõme

puukoor kaitseb ka vihmavee poolt ärauhumise eest (Kuusinen, 1994; Uliczka & Angelstam, 2000; Király & Ódor, 2010; Michel *et al.*, 2011). Eriti just seetõttu eelistavad paljud puidul kasvavad samblikud ja samblad lehtpuid (Uliczka & Angelstam, 2000; Király *et al.*, 2013). Näiteks Lääne-Ungaris leidis kõige rohkem samblikuliike tammedel (keskmiselt 3 liiki) ja harilikul valgepöögil (*Carpinus betulus*; keskmiselt 3,5 liiki), harilikul männil kasvas keskmiselt 2 samblikuliiki (Király *et al.*, 2013).

Lüliljalsed reageerivad puukoore paksenemisele samuti enamasti positiivselt (Volker, 1986). Ameerika Ühendriikide parasvöötme segametsas leiti, et kõige suurem lüliljalgsete arvukus oli üle 5 cm paksusel ja ketendaval koorel (Miller *et al.*, 2007). Seal leidis ühe ruutmeetri kohta 400 lüliljalgset. Kõige vähem lüliljalgseid oli siledal ja õhukesel puukoorel, kust leiti ruutmeetri kohta 200 isendit. Erandiks paistavad olevat kiletiivalised (*Hymenoptera*). Gruusia parasvöötmemetsades leiti, et õhema puukoorega puudel on suurem kiletiivaliste tihedus kui paksema koorega puudel (Gargiullo & Berisford, 1981). Näiteks 1,05 cm paksuse koorega puudelt ei leitud ühtegi liigi *Spathius pallidus* esindajat, kuid koorepaksuse vähenedes 0,18 sentimeetrini suurenes isendite arvukus 100 cm² juures 150 isendini (Gargiullo & Berisford, 1981).

5. Arutelu

Tänapäeva metsamajanduses on üheks peamiseks eesmärgiks puistu eluspuidu tagavara maksimeerimine raie hetkeks. Selle otsest mõju elustikule pole autorile teadaolevalt varasemalt uuritud. Küll aga on uuritud puistu tagavara suurenemisel muutunud puistu omaduste (nt võrastiku tihedus ja katvus, varise hulk) ja neist sõltuvate keskkonnafaktorite (nt valguse kvaliteet, temperatuur ja niiskus) seoseid elustikuga (Broszofske *et al.*, 2001; Härdtle *et al.*, 2003). Käesoleva bakalaureusetöö põhjal võib järeldada, et üldine liigirikkus väheneb puidutagavara suurenedes. Siiski on seosed eri liigirühmade vahel varieeruvad ja sõltuvad mitmest keskkonnafaktorist korraga.

Selgus, et eluspuidu tagavaral on kõige suurem mõju nii alusmetsa mikrokliimale kui ka metsa elustikule just võrastiku suurenemise kaudu. Selle käigus väheneb mikrokliima heterogeensus peamiselt alusmetsas – ühtlustub alusmetsa temperatuur, väheneb ja hajub valguse ning sademete hulk ja aurumine. Lisaks suureneb lehevarise kogus maapinnal. Seetõttu muutub puude suurenedes ja võrastiku tihenedes alustaimestiku liigiline koosseis varju- ja niiskustaluvamaks (Valladares & Niinemets, 2008; Tinya *et al.*, 2009; Tinya & Ódor, 2016) ning ühtlustub lüljalgsete liigiline koosseis rohkem metsale spetsialiseerunud liikideks (Molnár *et al.*, 2001). Põhjuseks on see, et paksema varise kattega, niiskemates ja varjulisemates elupaikades saavad hakkama vaid vastavatele tingimustele spetsialiseerunud liigid. Samuti muutub puude võrastiku suurenedes mets struktuuriliselt heterogeensemaks (Bazzaz, 1975), pakkudes rohkem elupaiku lindudele (Nikolov, 2009), lüljalgsetele (Niemelä & Spence, 1994) ning mitmekesisemaid substraate seentele, sammaldele ja samblikele (Ferris *et al.*, 2000; Heilmann-Clausen *et al.*, 2005; Tinya *et al.*, 2009; Krah *et al.*, 2018).

Ohustatud liikide arvukus aga paistab suurendatud puidutagavaraga metsas vähenevat. Neile on olulised kindlate substraatide olemasolu (nt kännud, oksad, mahalangenud puud) ning metsa pikk eluiga (Berg *et al.*, 1994; Tikkanen *et al.*, 2006; Moning *et al.*, 2009). Puidutagavara suurendades aga suurendatakse ka metsa kasvukiirust (Rytter *et al.*, 2016; Lindgren & Sullivan, 2018), mis annab võimaluse nooremaid metsi raiuda, ning parandatakse metsa elujõulisust (Gholz *et al.*, 1990; Dobbertin, 2005; Ruotsalainen, 2014; Pec *et al.*, 2015), mille tagajärel tekib vähem lamapuitu ja kände ning muid vanadele metsadele iseloomulikke struktuure. Siiski, kuna ohustatud liike leidub rohkem leht- ja segametsades ning nad eelistavad suuri vanu lehtpuid

(Berg *et al.*, 1994), võib segapuistute loomine tagavara suurendamise eesmärgil leevendada rotatsiooniperioodi lühenemisest tulenevaid mõjusid.

Töö tulemusena selgus, et eluspuidu tagavarast puistu omaduste kaudu mõjutatud keskkonnafaktoritest esinesid alustaimestikul, sammaldel ja samblikel kõige tugevamad seosed metsa niiskusega (Tabel 2). Seda tõenäoliselt seetõttu, et metsas sagedasti esinevad varjataluvamad liigid on enamjaolt niiskuslembesed, mis ühtlasi teeb niiskusest olulise limiteeriva keskkonnafaktori (Härdtle *et al.*, 2003). Samuti on puidul kasvavatele sammaldele ja samblikele oluline õhuniiskus, mis on suurem just suletud võrastikuga, suurema puidutagavaraga puistus (Tabel 2). Näiteks võrreldes omavahel kolme Põhja-Saksamaa metsa liigirikkust leidsid Härdtle *et al.* (2003), et kõige suurem alustaimestiku liigirikkus oli parasvöötme sanglepa-pöõgi segametsades, kus keskmine mullaniiskus oli 6,6 (Ellenberg'i väärtus) ning liike keskmiselt 50,3. Niisked metsad, kus on keskmiselt üle 50 liigi 100 m² kohta ongi kõige liigirikkamad taimekooslused Põhja-Saksamaa madalikel (Härdtle *et al.*, 2003). Samuti on Eesti üheks liigirikkamateks metsadeks salumetsad, mis kasvavad niisketel ja märgadel muldadel (Ellenberg'i väärtus 5–10), mis suvistel aegadel muutuvad parasniisketeks (Paal, 1999). Siit järeldub, et parasvöötme kõige liigirikkamad puistud asuvad niisketel ja märgadel muldadel, mille Ellenberg'i väärtus jääb vahemikku 5–10.

Valguse ja alustaimestiku biomassi vahel on tugevam seos kui valguse ja liigirikkuse vahel (Tabel 1). Arvatavasti toimuvad taimede arvukuse muutused valguskonkurentsi tõttu kiiremini kui liikide lisandumine või väljasuremine. Põhja-Ameerika parasvöötme segametsas leiti, et alustaimestiku rohttaimede liigirikkus oli tagurpidi U-kujulises seoses võrastiku katvusega ning saavutas oma tipu, kui võrastiku katvus oli 375–400 m² (Tabel 1: Oberle *et al.*, 2009). Selle põhjuseks on ilmselt heterogeensete valgustingimuste olemasolu metsas, tänu millele kasvavad koos nii valgus- kui ka varjulembesed taimed. Valgustingimuste vähenemisel väheneb, vastupidiselt varjulembeste taimedega, valguslembeste alustaimede biomass ja liigirikkus, kuid nad suudavad varjulistes kohtades endiselt ellu jääda (Valladares & Niinemets, 2008). Hiljem varjulisuse suurenedes asendavad varju hästi taluvad metsaliigid valguslembesed liigid täielikult (Valladares & Niinemets, 2008).

Samuti on varise paksuse ja alustaimestiku vahel võrdlemisi tugevad seosed (Tabel 3). Varise paksenedes muutub varis füüsiliseks barjääriks, mis takistab valguse ja sademete jõudmist

taimeseemneteni ning raskendab taimeseemnede jõudmist mulda (Facelli & Pickett, 1991; Vockenhuber *et al.*, 2011). Sellegipoolest ei paista varisel olevat suurt mõju maapinnal elavate lüljalgsete liigirikkusele ja biomassile (Tabel 3). Tõenäoliselt on selle põhjuseks liikide muutumine avatud elupaikade liikidelt metsaliikideks tänu erinevatele toitumis- ja pesitsusharjumustele. Varise paksenedes muutub nii saakloomade liigiline koosseis kui ka mikrokliima maapinnal (Guillemain *et al.*, 1997). Seetõttu saavad paksenenud varisega maapinnal hakkama vaid spetsialiseerunud liigid (Guillemain *et al.*, 1997; Molnár *et al.*, 2001; Oxbrough *et al.*, 2012), mistõttu ei saa üheselt öelda, millist mõju varise kate lüljalgsetele omab. Näiteks laialdaselt levinud erinevates elupaikades elutsevad mardikad (nt *Amara convexior*, *Carabus convexus*, *Carabus arcensis*) ei suuda paksus varise kihis ellu jääda ning nende asemel asustavad tihedama võrastikuga metsaalad spetsialiseerunud metsamardikad (nt *Abax ovalis*, *Aptinus bombardae*, *Abax carinatus*; Molnár *et al.*, 2001).

Lisaks liigirikkusele ja arvukusele, muutub ka elustikurühmade osakaal tagavara suurendamisel metsas. Võib oletada, et liigirikkamaks saavad sammalde, samblike ja teiste seente rühmad. Seda seetõttu, et puude jämenedes on puidul kasvavatel organismidel rohkem substraate. Samuti on puidul kasvavatele epifüütidele oluline keskmisest suurem õhuniiskus, mis puistu tiheduse kasvuga suureneb (Anderson *et al.*, 1969; Kovács *et al.*, 2017). See ei kehti aga saprotroofsete organismide puhul, kellele on lisaks vajalik ka surnud puidu olemasolu metsas (Moning *et al.*, 2009; Király *et al.*, 2013). Sellest tulenevalt võib järeldada, et maksimeeritud puidutagavaraga metsades on väiksem saprotroofsete organismide arvukus ja mitmekesisus, kuna puud metsas on elujõulisemad ning surnud puitu on vähem.

Käesoleva tööga leiti kinnitust, et kõige efektiivsemalt looduslikku mitmekesisust säilitav puistu eluspuidu tagavara maksimeerimise viis on segapuistute loomine, mis tahab puude suure liigilise heterogeensuse. See loob mitmekesiseliseid substraate ning läbi selle rohkem võimalusi erinevate liikide elutegevuseks (Schmitt & Slack, 1990; Kirk & Hobson, 2001; Moning *et al.*, 2009; Király *et al.*, 2013). Samuti on segapuistus heterogeensem võrastik, mis pakub elupaiku võrastikus elutsevatele lüljalgsetele (Humphrey *et al.*, 1999) ja lindudele (Nikolov, 2009). Arvatavasti mõjutab lindude suuremat mitmekesisust just toitumisvõimaluste paranemine läbi lüljalgsete mitmekesisuse suurenemise võrastiku heterogeensuse kasvades. Okas- ja lehtpuu segametsad on mitmekesisema elustikuga kui monotoonsed okaspuu metsad (Felton *et al.*,

2016; Hedwall *et al.*, 2019). Lõuna-Rootsi hariliku kuuse ja kase segametsades leiti, et alustaimestiku liigirikkus suureneb kaskede hulgaga puistus, kuid väheneb siiski metsa tiheduse kasvades (Hedwall *et al.*, 2019). Kõige suurem soontaimede liigirikkus uuritud metsades oli kõrge kaskede osakaaluga hõredas puistus. Puistu tihedus mõjus negatiivselt soontaimede liigirikkusele kui basaalpindala ületas 20 m² hektaril (Hedwall *et al.*, 2019). Samuti suurendab lehtpuude osakaal metsas seente liigirikkust (Gustafsson & Eriksson, 1995; Moning *et al.*, 2009). Seega pole ka segapuistute loomine ideaalseks lahenduseks.

Puidutagavara suurenemise mõjust keskkonnafaktorite kaudu on peamiselt uuritud seoseid seentega, rohttaimedega ja sammaldega, teiste elustikurühmade kohta uuringuid napib. Nende seoste hindamisele lisaks rohkesti väärtust optimumide teadmine, kuid enamikes uuringutes pole optimume välja toodud või on uuritav parameetri vahemik selleks liiga väike. Seoste uurimist raskendab see, et erinevatel tagavara suurendavatel metsamajanduslikel võtetel on tagavarast sõltumatud otsesed ja uurimist segavad mõjud elustikule. Näiteks lämmastikväetistega väetades mõjutab mullaviljakuse paranemine peale puude otseselt ka rohttaimi (Thomas *et al.*, 1999). Edaspidi oleks tarvis uurida põhjalikumalt boreaalsete metsade elustikku, mille kohta seni on uuringuid võrdlemisi vähe. Samuti võiks keskenduda erinevate lülialgsete ja tagavarast mõjutatud mikrokliima seostele nii boreaalsetes kui ka parasvöötme metsades. Ideaalis võiks uurida puidutagavara suurenemise otsest mõju elustikule.

Kokkuvõte

Tänapäeva metsamajanduses on üheks peamiseks eesmärgiks puistu eluspuidu tagavara maksimeerimine raie hetkeks. See tagab metsa biomassi kiirema juurdekasvu ja suurema eluspuidu tagavara raieküpses metsas, millest tulenevalt saaks raiete pindala väheneda, metsad siduda rohkem süsihappegaasi või puiduressurss asendada saastavamat toorainet. Ühtlasi võimaldaks see metsi jätkusuutlikumalt majandada, kuid maksimeeritud eluspuidutagavara mõju elurikkusele on seni vähe uuritud. Puidutagavara suurenemine mõjutab puistu omaduste kaudu mikrokliimat, millel on omakorda mõju puistu elustikule. Üheks elurikkusele soodsamaks tagavara suurendavaks metsandusvõtteks on segapuistute loomine. Neis on suurem liigiline ja struktuuriline heterogeensus, mis loob tagavara kasvuga mitmekesiseid substraate ning läbi selle rohkem võimalusi erinevate liikide elutegevuseks. Peamiseks mikrokliimat mõjutavaks puistu omaduseks on suurenenud võrastik. See mõjutab nii varise paksust kui ka valguse ja sademete jõudmist maapinnale ning seeläbi niiskust ja temperatuuri alusmetsas.

Suurema puidutagavaraga metsad on stabiilsema mikrokliimaga, varjulisemad ja vähese aurumise tõttu ka niiskemad, mistõttu eelistavad seal kasvada erinevad seene- ja samblaliigid ning varjataluvad rohttaimed. Samuti mõjutab suurenenud tagavara maapinnal elavate lüljalgsete liigilist koosseisu, milles vahetuvad avatud elupaikade liigid välja metsaliikidega. Võrastikus elutsevate lüljalgsete liigirikkus suureneb võrastiku heterogeensuse kasvades. Lisaks pakub suurenenud võrastik mitmekesisemaid elupaiku ning võrastikus elutsevate lüljalgsete arvukuse tõus rohkem toitumisvõimalusi erinevatele linnuliikidele.

Kokkuvõtvalt võib öelda, et puistu eluspuidu tagavara suurenedes muutub metsa elustiku liigiline koosseis ja elustikurühmade osakaal metsas. Väheneb rohttaimede ning suureneb seente ja sammalde liigirikkus ja biomass. Domineerima hakkavad metsale spetsialiseerunud liigid, mis taluvad paremini varju ja niiskust.

Summary

Relationships between stand volume of live trees and biodiversity through stand characteristics and environmental factors

One of the main purposes of modern forestry is to maximize tree volume by the time of felling. This will ensure a faster increase in forest biomass and a higher stock of living wood biomass in mature forests, which could reduce the area felled, sequester more carbon dioxide or replace polluting raw materials. It would also allow for more sustainable forest management but the impact of maximized live tree volume on biodiversity has not been well studied. The increase in tree volume affects the microclimate through the characteristics of the stand, which in turn has an impact on the biota of the stand. One of the most biodiversity-friendly forestry practices is the creation of mixed stands. They have greater species and structural heterogeneity, which creates diverse substrates and more opportunities for different species to live. The main feature of the stand that affects the microclimate is the increased canopy. This affects both the litter thickness and the light and precipitation reaching the ground, and thus the humidity and temperature in the underlying forest.

Forests with larger tree volume have a more stable microclimate, are shadier and, due to low evaporation, have increased soil moisture and air humidity which is why different species of fungi, bryophytes and shade-tolerant herbaceous plants prefer to grow there. Increased stocks also affect the species composition of terrestrial arthropods, where open habitat species are replaced with forest species. The species richness of canopy arthropods increases as canopy heterogeneity increases. In addition, the increased canopy offers more diverse habitats and the increase in the abundance of arthropods living in the canopy provides more feeding opportunities for different bird species.

In summary, it can be said that as the volume of live trees in the stand increases, the species composition of forest biota and the proportion of biota groups in the forest change. The species richness and biomass of herbaceous plants decreases and that of fungi and mosses increases. Species that specialize in the forest, which can withstand shade and moisture better, will dominate.

Tänuavaldused

Soovin tänada südamest on juhendajat Maarja Kõrkjast, kelle suunamine ja kannatlikkus ning kriitiline meel selle töö valmimisele kõvasti kaasa aitasid. Samuti soovin tänada Asko Lõhmust tähelepanekute ja soovitude eest töö algusfaasis ning Liina Remmi soovitude eest tabelite koostamisel. Tänan ka oma perekonda mõistva suhtumise ja toetuse eest.

Kasutatud kirjandus

(Kasutatud ajakirja Forest ecology and management kirjanduse loetelu stiili.)

- R.C. Anderson, O. L. Loucks, A. M. Swain. Herbaceous response to canopy cover, light intensity, and throughfall precipitation in coniferous forests. *Ecology*, 50 (1969), *pp.* 255–263
- G. von Arx, M. Dobbertin, M. Rebetez. Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agricultural and forest meteorology*, 166-167 (2012), *pp.* 144–155
- L. Augusto, J.-L. Dupouey, J. Ranger. Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of forest science*, 60 (2003), *pp.* 823–831
- G. Aussenac. Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of forest science*, 57 (2000), *pp.* 287–301
- S. Barbier, F. Gosselin, P. Balandier. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved — a critical review for temperate and boreal forests. *Forest ecology and management*, 254 (2008), *pp.* 1–15
- J. J. Barkman. *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes*. Van Gorcum & Comp. N.V., Assen (1958)
- D. Bayer, S. Seifert, H. Pretzsch. Structural crown properties of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.]) in mixed versus pure stands revealed by terrestrial laser scanning. *Trees*, 27 (2013), *pp.* 1035–1047
- F.A. Bazzaz. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology*, 56 (1975), *pp.* 485–488
- Å. Berg, B. Ehnström, L. Gustafsson, T. Hallingbäck, M. Jonsell, J. Weslien. Threatened plant, animal and fungus species in Sweden forests: distribution and habitat associations. *Conservation biology*, 8 (1994), *pp.* 718–732
- J. Bergh, S. Linder, J. Bergström. Potential production of Norway spruce in Sweden. *Forest ecology and management*, 204 (2005), *pp.* 1–10

- J. Bergh, S. Linder, T. Lundmark, B. Elfving. The effect of water and nutrient availability on the productivity of Norway spruce in northern and southern Sweden. *Forest ecology and management*, 119 (1999), *pp.* 51–62
- E.M. Blizzard, J.M. Kabrick, D.C. Dey, D.R. Larsen, S.G. Pallardy, D.P. Gwaze. Light, canopy closure, and overstory retention in upland ozark forests. U.S. Forest service, 175 (2013), *pp.* 73–79
- R. Boggie, H.G. Miller. Growth of *Pinus contorta* at different water-table levels in deep blanket peat. *Forestry: an international journal of forest research*, 49 (1976), *pp.* 123–131
- R.S. Botting, A.L. Fredeen. Contrasting terrestrial lichen, liverwort, and moss diversity between old-growth and young second-growth forest on two soil textures in central British Columbia. *Canadian journal of botany*, 84 (2006), *pp.* 120–132
- O. Brad, J.B. Grace, J.M. Chase. Beneath the veil: plant growth form influences the strength of species richness–productivity relationships in forests. *Global ecology and biogeography*, 18 (2009), *pp.* 416–425
- K.A. Brauman, G.C. Daily. Ecosystem Services. *Encyclopedia of Ecology*, Elsevier Inc., five-volume set (2008), *pp.* 1148–1154
- A. Bravo-Oviedo, H. Pretzsch, C. Ammer, E. Andenmatten, A. Barbati, S. Barreiro, T. Zlatanov. European mixed forests: definition and research perspectives. *Forest systems*, 23 (2014), *pp.* 518–533
- K.D. Brosofske, J. Chen, T.R. Crow. Understory vegetation and site factors: implications for a managed Wisconsin landscape. *Forest ecology and management*, 146 (2001), *pp.* 75–87
- G.H. Brundtland. (1991). Our common future. M.K. Tolba, A.K. Biswas, *Earth and us*, United nations environment programme, Oslo (1991), *pp.* 29–31
- I. Brunner, E.G. Pannatier, B. Frey, A. Rigling, W. Landolt, S. Zimmermann, M. Dobbertin. Morphological and physiological responses of Scots pine fine roots to water supply in a dry climatic region in Switzerland. *Tree physiology*, 29 (2009), *pp.* 541–550

- M.M. Caldwell, T.E. Dawson, J.H. Richards. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia*, 113 (1998), *pp.* 151–161
- L. Cao, N.C. Coops, T. Hermosilla, J. Innes, J. Dai, G. She. Using small-footprint discrete and full-waveform airborne LiDAR metrics to estimate total biomass and biomass components in subtropical forest. *Remote sensing*, 6 (2014), *pp.* 7110–7135
- F. Castedo-Dorado, E. Gómez-García, U. Diéguez-Aranda, M. Barrio-Anta, F. Crecente-Campo. Aboveground stand-level biomass estimation: a comparison of two methods for major forest species in northwest Spain. *Annals of forest science*, 69 (2012), *pp.* 735–746
- Y.-H. Chen, E.J. Robinson. The relationship between canopy cover and colony size of the wood ant *Formica lugubris* - Implications for the thermal effects on a keystone ant species. *PLoS ONE*, 9 (2014), *pp.* 1–18
- M. Christensen, J. Emborg. Biodiversity in natural versus managed forest in Denmark. *Forest ecology and management*, 85 (1996), *pp.* 47–51
- D.R. Coyle, M.D. Coleman. Forest production responses to irrigation and fertilization are not explained by shifts in allocation. *Forest ecology and management*, 208 (2005), *pp.* 137–152
- R.H. Crockford, D.P. Richardson. Partitioning of rainfall into throughfall, stemflow and interception: effect of forest type, ground cover and climate. *Hydrological processes*, 14 (2000), *pp.* 2903–2929
- P.G. Curtis, C.M. Slay, N.L. Harris, A. Tyukavina, M.C. Hansen. Classifying drivers of global forest loss. *Science*, 361 (2018), *pp.* 1108–1111
- J.F. Dhote. Implication of forest diversity in resistance to strong winds. *Forest diversity and function: temperate and boreal forests. Ecological studies*, 176 (2005), *pp.* 291–307
- M. Dobbertin. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *European journal of forest research*, 124 (2005), *pp.* 319–333
- M. Dobbertin, B. Eilmann, P. Bleuler, A. Giuggiola, E.G. Pannatier, W. Landolt, A. Rigling. Effect of irrigation on needle morphology, shoot and stem growth in a drought-exposed *Pinus sylvestris* forest. *Tree physiology*, 30 (2010), *pp.* 346–360

- K. Dralle, J.B. Larsen. Growth response to different types of NPK-fertilizer in Norway spruce plantations in Western Denmark. *Plant and soil*, 168 (1995), *pp.* 501–504
- A.K. Duraiappah, S. Naeem, T. Agardy, N.J. Ash, H.D. Cooper, S. Diaz, D.P. Faith, G. Mace, J.A. McNeely, H.A. Mooney, A.A. Oteng-Yeboah, H.M. Pereira, S. Polasky, C. Prip, W.V. Reid, C. Samper, P.J. Schei, R. Scholes, F. Schutyser, A. Van Jaarsveld. *Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis. Millennium ecosystem assessment*, World resources institute, Washington (2005)
- J.M. Facelli. Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. *Ecology*, 75 (1994), *pp.* 1727–1735
- J.M. Facelli, S.T. Pickett. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The botanical review*, 57 (1991), *pp.* 1–32
- FAO. *The state of the world's forests 2018. Forest pathways to sustainable development*. Rome (2018)
- A. Felton, Ö. Fritz. Replacing coniferous monocultures with mixed-species production stands: An assessment of the potential benefits for forest biodiversity in northern Europe. *Forest ecology and management*, 260 (2010), *pp.* 939–947
- A. Felton, U. Nilsson, J. Sonesson, A.M. Felton, J.-M. Roberge, T. Ranius, K. Wallertz. Replacing monocultures with mixed-species stands: ecosystem service implications of two production forest alternatives in Sweden. *Ambio*, 45 (2016), *pp.* 124–139
- R. Ferris, A.J. Peace, A.C. Newton. Macrofungal communities of lowland Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karsten.) plantations in England: relationships with site factors and stand structure. *Forest ecology and management*, 131 (2000), *pp.* 255–267
- J. Fortier, D. Gagnon, B. Truax, F. Lambert. Understory plant diversity and biomass in hybrid poplar riparian buffer strips in pastures. *New forests*, 42 (2011), *pp.* 241–265
- S.E. Franklin. *Remote sensing for sustainable forest management*. Lewis publishers, Boca Ranton, Florida (2001)

- J.R. Fuller. Bird life of woodland and forest. Cambridge university press, Cambridge (1995)
- L. Gamfeldt, T. Snäll, R. Bagchi, M. Jonsson, L. Gustafsson, P. Kjellander, J. Bengtsson. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature communications*, 4 (2013), *pp.* 1–8
- P.M. Gargiullo, C.W. Berisford. Effects of host density bark thickness on the densities of parasites of the southern pine beetle. *Environmental entomology*, 10 (1981), *pp.* 392–399
- Y. Gauslaa, M. Lie, M. Ohlson. Epiphytic lichen biomass in a boreal Norway spruce forest. *The lichenologist*, 40 (2008), *pp.* 257–266
- S. Gauthier, P. Bernier, T. Kuuluvainen, Z. Shvidenko, D.G. Schepaschenko. Boreal forest health and global change. *Science*, 349 (2015), *pp.* 819–822
- H.L. Gholz, K.C. Ewel, R.O. Teskey. Water and forest productivity. *Forest ecology and management*, 30 (1990), *pp.* 1–18
- N. Gilbert, D.A. Raworth. Insects and temperature — a general theory. *The Canadian entomologist*, 128 (1996), *pp.* 1–13
- F.S. Gilliam, N.L. Turrill. Herbaceous layer cover and biomass in a young versus a mature stand of a central appalachian hardwood fores. *Bulletin of the torrey botanical club*, 120 (1993), *pp.* 445–450
- B.J. Graae, V.S. Heskjær. A comparison of understorey vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark. *Forest ecology and management*, 96 (1997), *pp.* 111–123
- D.L. Grebner, P. Bettinger, J.P. Siry. Introduction to forestry and natural resources. Academic press, London (2013), *pp.* 21–76
- M.E. Grevé, J. Hager, W.W. Weisser, P. Schall, M.M. Gossner, H. Feldhaar. Effect of forest management on temperate ant communities. *Ecosphere*, 9 (2018), *pp.* 1–16
- M. Guillemain, M. Loreau, T. Daufresne. Relationships between the regional distribution of carabid beetles (*Coleoptera*, *Carabidae*) and the abundance of their potential prey. *Acta oecologica*, 18 (1997), *pp.* 465–483

- B. Gunnarsson. Vegetation structure and the abundance and size distribution of spruce-living spiders. *Journal of animal ecology*, 59 (1990), pp. 743–752
- L. Gustafsson, I. Eriksson. Factors of importance for the epiphytic vegetation of aspen *Populus tremula* with special emphasis on bark chemistry and soil chemistry. *Journal of applied ecology*, 32 (1995), pp. 412–424
- M.R. Haferkamp. Environmental factors affecting plant productivity. *Agricultural experiment station*, 32 (1988), pp. 27–36
- H. Hedenås, L. Ericson. Epiphytic macrolichens as conservation indicators: successional sequence in *Populus tremula* stands. *Biological conservation*, 93 (2000), pp. 43–53
- P.-O. Hedwall, P. Gong, M. Ingerslev, J. Bergh. Fertilization in northern forests – biological, economic and environmental constraints and possibilities. *Scandinavian journal of forest research*, 29 (2014), pp. 1651–1891
- P.-O. Hedwall, E. Holmström, M. Lindblad, A. Felton. Concealed by darkness: how stand density can override the biodiversity benefits of mixed forests. *Ecosphere*, 10 (2019), pp. 1–11
- J. Heilmann-Clausen, E. Aude, M. Christensen. Cryptogam communities on decaying deciduous wood – does tree species diversity matter? *Biodiversity and conservation*, 14 (2005), pp. 2061–2078
- G.R. Hillman, J.J. Roberts. Tamarack and Black spruce growth on a boreal fen in central Alberta 9 years after drainage. *New forest*, 31 (2006), pp. 225–243
- T. Hosokawa, N. Odani, H. Tagawa. Casualty of the distribution of corticolous species in forests with special reference to the physio-ecological approach. *The bryologist*, 67 (1964), pp. 396–411
- B.K. Hulvey, R.J. Hobbs, R.J. Standish, D.B. Lindenmayer, M.P. Perring, L. Lach. Benefits of tree mixes in carbon plantings. *Nature climate change*, 3 (2013), pp. 869–874
- J.W. Humphrey, S. Davey, A.J. Peace, R. Ferris, K. Harding. Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biological conservation*, 107 (2002), pp. 165–180

- J.W. Humphrey, C. Hawes, A.J. Peace, R. Ferris-Kaan, M.R. Jukes. Relationships between insect diversity and habitat characteristics in plantation forests. *Forest ecology and management*, 113 (1999), *pp.* 11–21
- J.W. Humphrey, A. Newton, A.J. Peace, E. Holden. The importance of conifer plantations in northern Britain as a habitat for native fungi. *Biological conservation*, 96 (2000), *pp.* 241–52
- W. Härdtle, G. Oheimb, C. Westphal. The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *Forest ecology and management*, 182 (2003), *pp.* 327–338
- M. Ingerslev, E. Mälkönen, P. Nilsen, H.-Ö. Nohrstedt, H. Óskarsson, K. Raulund-Rasmussen. Main findings and future challenges in forest nutritional research and management in the Nordic countries. *Scandinavian journal of forest research*, 16 (2001), *pp.* 488–501
- F. Iniesta, L. Testi, F. Orgaz, F.J. Villalobos. The effects of regulated and continuous deficit irrigation on the water use, growth and yield of olive trees. *European journal of agronomy*, 30 (2009), *pp.* 258–265
- G. Jansson, H. Andrén. Habitat composition and bird diversity in managed boreal forests. *Scandinavian journal of forest research*, 18 (2003), *pp.* 225–236
- S.B. Jennings, N.D. Brown, D. Sheil. Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry: an international journal of forest research*, 72 (1999), *pp.* 59–74
- T. Kaipainen, J. Liski, A. Pussinen, T. Karjalainen. Managing carbon sinks by changing rotation length in European forests. *Environmental science & policy*, 7 (2004), *pp.* 205–219
- R.J. Keenan, G.A. Reams, F. Achard, J.V. de Freitas, A. Grainger, E. Lindquist. Dynamics of global forest area: results from the FAO global forest resources assessment 2015. *Forest ecology and management*, 352 (2015), *pp.* 9–20
- G. Kenk, H. Fischer. Evidence from nitrogen fertilisation in the forests of Germany. *Environmental pollution*, 54 (1988), *pp.* 199–218

- I. Király, P. Ódor. The effect of stand structure and tree species composition on epiphytic bryophytes in mixed deciduous–coniferous forests of Western Hungary. *Biological conservation*, 143 (2010), *pp.* 2063–2069
- I. Király, J. Nascimbene, F. Tinya, P. Ódor. Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. *Biodiversity and conservation*, 22 (2013), *pp.* 209–223
- D.A. Kirk, K.A. Hobson. Bird–habitat relationships in jack pine boreal forests. *Forest ecology and management*, 147 (2001), *pp.* 217–243
- E.D. Kjær, A. Lobo, T. Myking. The role of exotic tree species in Nordic forestry. *Scandinavian journal of forest research*, 147 (2014), *pp.* 323–332
- B. Kovács, F. Tinya, P. Ódor. Stand structural drivers of microclimate in mature temperate mixed forests. *Agricultural and forest meteorology*, 243–253 (2017), *pp.* 11–21
- F.-S. Krah, S. Seibold, R. Brandl, P. Baldrian, J. Müller, C. Bässler. Independent effects of host and environment on the diversity of wood-inhabiting fungi. *Journal of ecology*, 106 (2018), *pp.* 1428–1442
- K. Kuusela. The boreal forests: an overview. FAO, Helsinki (1990)
- M. Kuusinen. Epiphytic lichen diversity on *Salix caprea* in old-growth southern and middle boreal forests of Finland. *Annales botanici Fennici*, 31 (1994), *pp.* 77–92
- J. Laasasenaho, T. Melkas, S. Aldén. Modelling bark thickness of *Picea abies* with taper curves. *Forest ecology and management*, 206 (2005), *pp.* 35–47
- T.D. Lee, G.H. La Roi. Bryophyte and understory vascular plant beta diversity in relation to moisture and elevation gradients. *Vegetatio*, 40 (1979), *pp.* 29–38
- A. Lenière, G. Houle. Response of herbaceous plant diversity to reduced structural diversity in maple-dominated (*Acer saccharum* Marsh.) forests managed for sap extraction. *Forest ecology and management*, 231 (2006), *pp.* 94–104
- W. Li, J. Niu, B. Xie. Study on hydrological functions of litter layers in north China. *PLoS ONE*, 8 (2013), *pp.* 1–11

- P.M. Lindgren, T.P. Sullivan. Influence of repeated fertilization on forage production for native mammalian herbivores in young lodgepole pine forests. *Forest ecology and management*, 417 (2018), *pp.* 256–280
- J.N. Long, T.J. Dean, S.D. Roberts. Linkages between silviculture and ecology: examination of several important conceptual models. *Forest ecology and management*, 200 (2004), *pp.* 249–261
- S.R. Loss, L.A. Terwilliger, A.C. Peterson. Assisted colonization: integrating conservation strategies in the face of climate change. *Biological conservation*, 144 (2011), *pp.* 92–100
- A. Lõhmus, L. Remm, R. Rannap. Just a ditch in forest? Reconsidering draining in the context of sustainable forest management. *Bio science*, 65 (2015), *pp.* 1066–1076
- M. Löf, A. Bolte, D.F. Jacobs, A.M. Jensen. Nurse trees as a forest restoration tool for mixed plantations: effects on competing vegetation and performance in target tree species. *Restoration ecology*, 22 (2014), *pp.* 758–765
- S.E. Macdonald, T.E. Fenniak. Understory plant communities of boreal mixedwood forests in western Canada: natural patterns and response to variable-retention harvesting. *Forest ecology and management*, 242 (2007), *pp.* 34–48
- A.L. MacKinney. Effects of forest litter on soil temperature and soil freezing in autumn and winter. *Ecological society of America*, 10 (1929), *pp.* 312–321
- G.G. McGee, R.W. Kimmerer. Forest age and management effects on epiphytic bryophyte communities in Adirondack northern hardwood forests, New York, U.S.A. *Canadian journal of forest research*, 32 (2002), *pp.* 1562–1576
- S.N. Martens, D.D. Breshears, C.W. Meyer. Spatial distributions of understory light along the grassland/forest continuum: effects of cover, height, and spatial pattern of tree canopies. *Ecological modelling*, 126 (2000), *pp.* 79–93.
- A.K. Michel, S. Winter, A. Linde. The effect of tree dimension on the diversity of bark microhabitat structures and bark use in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*). *Canadian journal of forest research*, 41 (2011), *pp.* 300–308

- K.M. Miller, R.G. Wagner, S.A. Woods. Effect of gap harvesting on epiphytes and bark-dwelling arthropods in the Acadian forest of central Maine. *Canadian journal of forest research*, 37 (2007), pp. 2175–2187
- T. Molnár, T. Magura, B. Tóthmérész, Z. Elek. Ground beetles (*Carabidae*) and edge effect in oak-hornbeam forest and grassland transects. *European journal of soil biology*, 37 (2001), pp. 297–300
- C. Moning, S. Werth, F. Dziok, C. Bässler, J. Bradtka, T. Hothorn, J. Müller. Lichen diversity in temperate montane forests is influenced by forest structure more than climate. *Forest ecology and management*, 258 (2009), pp. 745–751
- A. Mölder, M. Bernhardt-Römermann, W. Schmidt. Herb-layer diversity in deciduous forests: raised by tree richness or beaten by beech? *Forest ecology and management*, 256 (2008), pp. 272–281
- G.J. Nabuurs, A. Pussinen, J. van Brusselen, M.J. Shelhaas. Future harvesting pressure on European forests. *European journal of forest research*, 126 (2006), pp. 391–400
- P.L. Nagler, C.S. Daughtry, S.N. Goward. Plant litter and soil reflectance. *Remote sensing of environment*, 71 (2000), pp. 207–215
- J.K. Niemelä, J.R. Spence. Distribution of forest dwelling carabids (*Coleoptera*): spatial scale and the concept of communities. *Ecography*, 17 (1994), pp. 166–175
- S.C. Nikolov. Effect of stand age on bird communities in late-successional Macedonian pine forests in Bulgaria. *Forest ecology and management*, 257 (2009), pp. 580–587
- B. Oberle, B.J. Grace, M.J. Chase. Beneath the veil: plant growth form influences the strength of species richness–productivity relationships in forests. *Global ecology and biogeography*, 18 (2009), pp. 416–425
- M. Ohsawa, T. Shimokawa. Extending the rotation period in larch plantations increases canopy heterogeneity and promotes species richness and abundance of native beetles: implications for the conservation of biodiversity. *Biological conservation*, 144 (2011), pp. 3106–3116

- A. Oxbrough, V. French, S. Irwin, C.T. Kelly, P. Smiddy, J. O'Halloran. Can mixed species stands enhance arthropod diversity in plantation forests? *Forest ecology and management*, 270 (2012), pp. 11–18
- C.M. Ozanne. The arthropod communities of coniferous forest trees. *Selbyana*, 17 (1996), pp. 43–49
- J. Paal. Eesti taimkatte kasvukohatüüpide klassifikatsioon. Tartu (1999)
- L.E. Pâques, E. Foffová, B. Heinze, M. Lelu-Walter, M. Liesebach, G. Philippe. Larches (*Larix sp.*). L. Pâques, Forest tree breeding in europe, Managing forest ecosystems, Dordrecht (2013)
- G.J. Pec, J. Karst, A.N. Sywenky, P.W. Cigan, N. Erbilgin, S.W. Simard, J. F. Cahill, Jr. Rapid increases in forest understory diversity and productivity following a mountain pine beetle (*Dendroctonus ponderosae*) outbreak in pine forests. *PLoS ONE*, 10 (2015), pp. 1–16
- R. Peltomaa. Drainage of forests in Finland. *Irrigation and drainage*, 56 (2007), pp. 151–159
- G.W. Powell, E.W. Bork. Effects of aspen canopy removal and root trenching on understory microenvironment and soil moisture. *Agroforestry systems*, 70 (2007), pp. 113–124
- H. Pretzsch. Forest dynamics, growth and yield. Springer, München (2009)
- H. Pretzsch, J. Block, J. Dieler, P.H. Dong, U. Kohnle, J. Nagel, A. Zingg. Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of forest science*, 67 (2010), pp. 1–12
- H. Pretzsch, M. del Río, C. Ammer, A. Avdagic, I. Barbeito, K. Bielak, A. Bravo-Oviedo. Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) analysed along a productivity gradient through Europe. *European journal of forest research*, 134 (2015), pp. 927–947
- E. Rametsteriner, M. Simula. Forest certification - an instrument to promote sustainable forest management? *Journal of environmental management*, 67 (2003), pp. 87–98
- T. Ranius, P. Johansson, N. Berg, M. Niklasson. The influence of tree age and microhabitat quality on the occurrence of crustose lichens associated with old oaks. *Journal of vegetation science*, 19 (2008), pp. 653–662

- M. Rautiainen, J. Suomalainen, M. Möttö, P. Stenberg, P. Voipio, J. Peltoniemi, T. Manninen. Coupling forest canopy and understory reflectance in the Arctic latitudes of Finland. *Remote sensing of environment*, 110 (2007), *pp.* 332–343
- P.B. Reich, L.E. Frelich, R.A. Voldseth, P. Bakken, E.C. Adair. Understorey diversity in southern boreal forests is regulated by productivity and its indirect impacts on resource availability and heterogeneity. *Journal of ecology*, 100 (2012), *pp.* 539–545
- R. Rosengren, W. Fortelius, K. Lindström, A. Luther. Phenology and causation of nest heating and thermoregulation in red wood ants of the *Formica rufa* group studied in coniferous forest habitats in southern Finland. *Annales zoologici Fennici*, 24 (1987), *pp.* 147–155
- V. Roy, A.P. Plamondon, P.Y. Bernier. Persistence of early growth of planted *Picea mariana* seedlings following clear-cutting and drainage in Quebec wetlands. *Canadian journal of forest research*, 34 (2004), *pp.* 1157–1160
- S. Ruotsalainen. Increased forest production through forest tree breeding. *Scandinavian journal of forest research*, 29 (2014), *pp.* 333–344
- L. Rytter, M. Ingerslev, A. Kilpeläinen, P. Torssonen, D. Lazdina, M. Löf, L.-G. Stener. Increased forest biomass production in the Nordic and Baltic countries – a review on current and future opportunities. *Silva Fennica*, 50 (2016), *pp.* 1–33
- A. Saarsalmi, E. Mälikönen. Forest fertilization research in Finland: a literature review. *Scandinavian journal of forest research*, 16 (2001), *pp.* 514–535
- S. Sarkkola, H. Hökkä, H. Koivusalo, M. Nieminen, E. Ahti, J. Päivänen, J. Laine. Role of tree stand evapotranspiration in maintaining satisfactory drainage conditions in drained peatlands. *Canadian journal of forest research*, 40 (2010), *pp.* 1485–1496
- S. Sarkkola, H. Hökkä, T. Penttilä. Natural development of stand structure in peatland Scots pine following drainage: results based on long-term monitoring of permanent sample plots. *Silva Fennica*, 4 (2004), *pp.* 405–412
- C.K. Schmitt, N.G. Slack. Host specificity of epiphytic lichens and bryophytes: a comparison of the Adirondack Mountains (New York) and the southern Blue Ridge Mountains (North Carolina). *The bryologist*, 93 (1990), *pp.* 257–274

- T.D. Schowalter. Insect ecology an ecosystem approach. Elsevier, Los Angeles (2016)
- S. Seibold, C. Bässler, R. Brandl, B. Büche, A. Szallies, S. Thorn, J. Müller. Microclimate and habitat heterogeneity as the major drivers of beetle diversity in dead wood. *Journal of applied ecology*, 53 (2016), *pp.* 934–943
- B. Seifert. The ecology of central European non-arboreal ants – 37 years of a broad-spectrum analysis under permanent taxonomic control. *Soil organisms*, 89 (2017), *pp.* 1–67
- F. Sharpe. The biologically significant attributes of forest canopies to small bird. *Northwest scientific*, 70 (1996), *pp.* 86–93
- H.L. Shirley. Light as an ecological factor and its measurement. II. *The botanical review*, 11 (1945), *pp.* 497–532
- U. Sikström, H. Hökkä. Interactions between soil water conditions and forest stands in boreal forests with implications for ditch network maintenance. *Silva Fennica*, 50 (2016), *pp.* 1–29
- S.C. Sillett, B. McCune, J.L. Peck, T.R. Rambo. Four years of epiphyte colonization in Douglas fir forest canopies. *The bryologist*, 103 (2000), *pp.* 661–669
- R.W. Skaggs, S. Tian, G.M. Chescheir, D.M. Amatya, M.A. Youssef. Forest Drainage. D. M. Amatya, T. M. Williams, L. Bren, & C. d. Jong, *Forest hydrology: processes, management and assessment*. CABI, Boston (2016), *pp.* 124–139
- J. Socha. Long-term effect of wetland drainage on the productivity of Scots pine stands in Poland. *Forest ecology and management*, 274 (2012), *pp.* 172–180
- B. Sohlenius, L. Wasilewska. Influence of irrigation and fertilization on the nematode community in a Swedish pine forest soil. *Journal of applied ecology*, 21 (1984), *pp.* 327–342
- T. Sonmez, S. Keles, F. Tilki. Effect of aspect, tree age and tree diameter on bark thickness of *Picea orientalis*. *Scandinavian journal of forest research*, 22 (2007), *pp.* 193–197
- H. Stark, A. Nothdurft, J. Block, J. Bauhus. Forest restoration with *Betula* ssp. and *Populus* ssp. nurse crops increases productivity and soil fertility. *Forest ecology and management*, 339 (2015), *pp.* 57–70

- N. Startsev, V.J. Lieffers, S.M. Landhäusser. Effects of leaf litter on the growth of boreal feather mosses: implication for forest floor development. *Journal of vegetation science*, 19 (2008), *pp.* 253–260
- N. Stephenson. Actual evapotranspiration and deficit: biologically meaningful correlates of vegetation distribution across spatial scales. *Journal of biogeography*, 25 (2003), *pp.* 855–870
- L. Strazdiņa. Bryophyte community composition on an island of Lake Cieceres, Latvia: dependence on forest stand and substrate properties. *Environmental and experimental biology*, 8 (2010), *pp.* 49–58
- S.M. Stängle, U.H. Sauter, C.F. Dormann. Comparison of models for estimating bark thickness of *Picea abies* in southwest Germany: the role of tree, stand, and environmental factors. *Annals of forest science*, 74 (2017), *pp.* 1–10
- M. Zapater, C. Hossann, N. Bréda, C. Bréchet, D. Bonal, A. Granier. Evidence of hydraulic lift in a young beech and oak mixed forest using O¹⁸ soil water labelling. *Trees*, 25 (2011), *pp.* 885–894
- Á. Taboada, R. Tárrega, L. Calvo, E. Marcos, J.A. Marcos, J.M. Salgado. Plant and carabid beetle species diversity in relation to forest type and structural heterogeneity. *European journal of forest research*, 129 (2010), *pp.* 31–45
- V.T. Thinh. Bird species richness and diversity in relation to vegetation in Bavi National Park, Vietnam. *Ornithological science*, 5 (2006), *pp.* 121–125
- S.C. Thomas, C.B. Halpern, D.A. Falk, D.A. Liguori, K.A. Austin. Plant diversity in managed forests: understory responses to thinning and fertilization. *Ecological applications*, 9 (1999), *pp.* 864–879
- S. Thorn, H. Bubler, M.-A. Fritze, P. Goeder, J. Müller, I. Weib, S. Seibold. Canopy closure determines arthropod assemblages in microhabitats created by windstorms and salvage logging. *Forest ecology and management*, 381 (2016), *pp.* 188–195
- O.-P. Tikkanen, P. Martikainen, E. Hyvärinen, K. Junninen, J. Kouki. Red-listed boreal forest species of Finland: associations with forest structure, tree species, and decaying wood. *Annales zoologici Fennici*, 43 (2006), *pp.* 373–383

- F. Tinya, S. Márialigeti, I. Király, B. Németh, P. Ódor. The effect of light conditions on herbs, bryophytes and seedlings of temperate mixed forests in Órség, Western Hungary. *Plant ecology*, 204 (2009), *pp.* 69–81
- F. Tinya, P. Ódor. Congruence of the spatial pattern of light and understory vegetation in an old-growth, temperate mixed forest. *Forest ecology and management*, 381 (2016), *pp.* 84–92
- P. Trichet, D. Loustau, C. Lambrot, S. Linder. Manipulating nutrient and water availability in a maritime pine plantation: effects on growth, production, and biomass allocation at canopy closure. *Annals of forest science*, 65 (2008), *pp.* 1–12
- G.W. Uetz. Temporal and spatial variation in species diversity of wandering spiders (*Areneae*) in deciduous forest litter. *Environmental entomology*, 4 (1975), *pp.* 719–724
- H. Uliczka, P. Angelstam. Assessing conservation values of forest stands based on specialised lichens and birds. *Biological conservation*, 95 (2000), *pp.* 343–351
- M. Unterseher, O. Tal. Influence of small scale conditions on the diversity of wood decay fungi in a temperate, mixed deciduous forest canopy. *Mycological research*, 110 (2006), *pp.* 169–178
- F. Valladares, Ü. Niinemets. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual review of ecology, evolution and systematics*, 39 (2008), *pp.* 237–257
- L. Wei, F. Archaux, F. Hulin, I. Bilger, F. Gosselin. Stand attributes or soil micro-environment exert greater influence than management type on understory plant diversity in even-aged oak high forests. *Forest ecology and management*, 460 (2020), *pp.* 1–15
- H. Vejre, M. Ingerslev, K. Raulund-Rasmussen. Fertilization of Danish forests: a review of experiments. *Scandinavian journal of forest research*, 16 (2001), *pp.* 502–513
- A. Vele, J. Holuša, J. Horák. Ant abundance increases with clearing size. *Journal of forest research*, 21 (2016), *pp.* 110–114
- M.G. Villani, L.L. Allee, A. Diaz, P.S. Robbins. Adaptive strategies of edaphic arthropods. *Annual review of entomology*, 44 (1999), *pp.* 233–256
- E.A. Vockenhuber, C. Scherber, C. Langenbruch, M. Meißner, D. Seidel, T. Tschardtke. Tree diversity and environmental context predict herb species richness and cover in Germany's

largest connected deciduous forest. Perspectives in plant ecology, evolution and systematics, 13 (2011), *pp.* 111–119

N. Volker. The bark of trees: thermal properties, microclimate and fauna. *Oecologia*, 69 (1986), *pp.* 148-160

D. Whitehead. Forests as carbon sinks—benefits and consequences. *Tree physiology*, 31 (2011), *pp.* 893–902

S. Winter, G.C. Möller. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest ecology and management*, 255 (2008), *pp.* 1251–1261

S. Xiong, C. Nilsson. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of ecology*, 87 (2001), *pp.* 984–994

Internetiallikad

Internet 1: Looduse hüved ehk ökosüsteemiteenused. Keskkonnaministeerium.

Kasutatud 22.03.2020. <https://www.envir.ee/et/looduse-huved-ehk-okosusteemiteenused>

Internet 2: Metsaseadus, 1043. Riigiteataja. Kasutatud: 22.03.2020

<https://www.riigiteataja.ee/akt/MS>

Internet 3: Metsa korraldamise juhend. Riigiteataja. Kasutatud 26.03.2020

<https://www.riigiteataja.ee/akt/122022017010>

Internet 4: Åtgärder i skogsbruket 2017 (Silvicultural activities in 2017). Swedish Forest Agency.

Kasutatud 26.03.2020. <https://www.skogsstyrelsen.se/en/statistics/subject-areas/silvicultural-activities/>

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Maret Hobolainen,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Puistu eluspuidu tagavara seosed elurikkusega puistu omaduste ja keskkonnafaktorite kaudu“, mille juhendaja on Maarja Kõrkjas, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 3.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Maret Hobolainen

25.05.2020